

Contribution à l'étude de la
systématique et de la biologie
du développement
des Polystomes (Monogènes)
parasites d'Amphibiens anoures
de basse Côte-d'Ivoire

THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

par

Danièle MURITH

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1981

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport des membres du jury, MM. C. Vaucher, A. Aeschlimann, C. Combes (Perpignan) et J. Llewellyn (Birmingham) autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 25 mai 1981

Le doyen de la Faculté des sciences :

K. BERNAUER

Contribution à l'étude de la Systématique des Polystomes (Monogènes, Polystomatidae) parasites d'Amphibiens Anoures de basse Côte-d'Ivoire ¹

par

Danièle MURITH

Avec 27 figures

SOMMAIRE

ABSTRACT	476
I INTRODUCTION	477
II MATÉRIEL ET MÉTHODES	481
III PRÉSENTATION DES ESPÈCES	487
A. Présentation des adultes	487
<i>Metapolystoma cachani</i>	487
<i>Polystoma baeri</i>	489
<i>P. ebriensis</i>	490
<i>P. manganoti</i>	491
<i>P. perreti</i>	493
<i>P. togoensis</i>	493
Conclusion	494
B. Présentation des hamuli	
a) morphologie	495
b) variation géographique	495
Conclusion	502

¹ Travail faisant partie de la thèse de l'auteur et ayant bénéficié d'un subside du FNSRS (34510.74).

C. Présentation des néoténiques	502
<i>Metapolystoma cachani</i>	502
<i>Polystoma baeri</i>	503
<i>P. dorsalis</i>	504
<i>P. ebriensis</i>	505
<i>P. manganoti</i>	508
<i>P. perreti</i>	509
<i>P. togoensis</i>	509
<i>P. sp. d' Hemisus marmoratus</i>	511
<i>P. sp. d' Hyperolius guttulatus</i>	512
<i>P. sp. de Kassina cochranæ</i>	512
Conclusion	513
D. Présentation des crochets larvaires	
a) morphologie	513
b) variation géographique	515
Conclusion	515
E. Présentation des larves à croissance lente	518
F. Présentation des larves nageantes	518
a) morphologie	518
b) cellules ciliées	519
c) chétotaxie	521
Conclusion	524
IV CONCLUSION GÉNÉRALE	525
REMERCIEMENTS	531
BIBLIOGRAPHIE	531

ABSTRACT

Contribution to the study of Polystomes (Monogenea, Polystomatidae), parasites of Amphibia in lower Ivory Coast. — We spent three years on the Ivory Coast pursuing the research started by MAEDER (1973) on Polystomes (Monogenea, Polystomatidae), parasites of anuran amphibians.

Our object is to define the importance of the branchial and the vesical parasitic forms, and to precise the position of the Polystomes in Monogenea systematics.

Our study covers 13 species of *Polystoma* and *Metapolystoma* genera. We've had occasion to observe 10 species of other collections, of *Polystoma* and *Eupolystoma* genera. The novelties to point out from our observations are:

— *Metapolystoma cachani*:

the oncomiracidium and its chaetotaxy, the slowly growing larva, the neotenic and the immature adult,

— *Polystoma baeri*:

the oncomiracidium and its chaetotaxy, the neotenic and the mature adult, not yet observed on the Ivory Coast,

- *P. ebriensis* :
the vesical form and the neotenic,
- *P. manganoti* :
the oncomiracidium and its chaetotaxy, the slowly growing larva, the neotenic and the juvenile vesical form,
- *P. perreti* :
the oncomiracidium and the slowly growing larva,
- *P. togoensis* :
the oncomiracidium, the slowly growing larva, the neotenic and the adult, not yet known on the Ivory Coast.

Further, we note three *Polystoma* species in new hosts: *Hemisus marmoratus*, *Hyporolius guttulatus* and *Kassina cochranæ*.

Our systematic study begins with the classical morphological observation of adult worms. Afterwards, the comparison between the species is achieved through the aid of neotenic and larval forms. We conclude that the chaetotaxy (distribution of sensitive endings on body surface) of larvae and the analysis of the larval hooklets' morphology define the taxonomy. This last method, briefly presented in an earlier paper (MURITH *and al.*, 1978), shows that the outline of the hooklets is specific. This taxonomic criterion is interesting because of its great consistency within each species, its relative facility of access and the fact that, already present in its definitive morphology in the hatching larva, it stays unchanged throughout the worm's life. In these conditions, it is possible to identify the branchial material, even the most juvenile.

Further, these elements can be considered as stable characteristics. This is put in evidence through the comparison between examples coming from the Ivory Coast, Togo and Cameroon.

In conclusion, the larval hooklets and the chaetotaxy determine a certain line of Polystome evolution.

I. INTRODUCTION

Les Polystomes (Polystomatidae) font partie des rares Monogènes (Plathelminthes) parasites de Vertébrés terrestres. Les genres *Polystoma* et *Metapolystoma* font l'objet essentiel de ce travail. Ces Vers se développent sur les branchies des têtards mais vivent, à l'état adulte, dans la vessie urinaire des Amphibiens Anoures. Ils ont en outre la particularité de présenter des générations néoténiques. Les larves acquièrent précocement la maturité sexuelle et se reproduisent sur les branchies.

Les Polystomes sont connus dès la fin du 18^e siècle (*Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798)) et les premières descriptions complètes ont lieu un siècle plus tard (ZELLER 1872; HALKIN 1902).

Les Polystomes d'Amphibiens africains ont fait l'objet de nombreuses descriptions depuis deux décennies. Trois régions sont actuellement bien connues.

L'Afrique de l'Est a été principalement étudiée par TINSLEY (1973, 1974), Madagascar par EUZET & COMBES (1964) et la Rhodésie par BEVERLEY-BURTON (1962).

L'Afrique équatoriale est riche en espèces connues, décrites au Gabon, au Tchad et en RCA par EUZET, COMBES & KNOEPPFLER (1966, 1974) et EUZET & COMBES (1967) et par DUPOUY & KNOEPPFLER (1978) et au Cameroun par SAOUD (1967), DUPOUY & AMIET (1977), DUPOUY (1978) et MURITH *et al.* (1978).

TABLEAU I

Liste des *Polystomes* actuellement connus en Afrique, avec leurs hôtes

Polystomes	Hôtes	Pays	Auteurs
<i>Eupolystoma alluaudi</i> (de Beauchamp, 1913)	<i>Bufo regularis</i> Reuss, 1834	Kenya Tchad Rhodésie Togo Rhodésie Madagascar	DE BEAUCHAMP 1913 BEVERLEY-BURTON 1962 BOURGAT & SALAMI-CADOUX 1974 BEVERLEY-B. 1962 EUZET & COMBES 1964
<i>Metapolystoma bryogonis</i> (Euzet, Combes, 1964)	<i>Rana adspersa</i> <i>Ptychadena mascareniensis</i> <i>mascareniensis</i> (Duméril et Bibron, 1841) <i>Ptychadena longirostris</i> (Peters, 1870)	R C I	GALLIEN 1956
<i>M. cachani</i> (Gallien, 1956)	<i>Bufo regularis</i>	Ethiopie	MESKAL 1970
<i>Polystoma aethiopiense</i> Meskal, 1970	<i>Ptychadena masc. mascareniensis</i> <i>Rana angolensis</i> Bocage, 1866 <i>Bufo regularis</i>		
<i>P. africanum</i> Szidat, 1932			
<i>P. assoulinei</i> Bourgat, 1976	<i>Ptychadena masc. mascareniensis</i> <i>Ptychadena huguetae</i> (Inger, 1968)	Liberia Ouganda Togo Ouganda Togo	SZIDAT 1932 TINSLEY 1974 COMBES <i>et al.</i> 1978 TINSLEY 1974 BOURGAT 1976
<i>P. baeri</i> Maeder, Euzet, Combes 1970	<i>Ptychadena macarthysensis</i> (Andersson, 1937)	R C I Togo	MAEDER <i>et al.</i> 1970 BOURGAT 1977
<i>P. batchvarovi</i> Euzet, Combes, Knoepffler, 1974	<i>Hyperolius tuberculatus</i> (Mocquard, 1897)	Cameroun R C A	MURITH <i>et al.</i> 1978 EUZET <i>et al.</i> 1974
<i>P. chiromantis</i> Dupouy, Knoepffler, 1978	<i>Chiromantis rufescens</i> (Günther, 1868)	Cameroun R C A Gabon	MURITH <i>et al.</i> 1978 DUFOUY <i>et al.</i> 1978

<i>P. dorsalis</i> Maeder, Euzet, Combes, 1970	<i>Afraxalus dorsalis dorsalis</i> (Peters, 1875)	Liberia	MAEDER <i>et al.</i> 1970
<i>P. ebriensis</i> Maeder, 1973	<i>Ptychadena aequilicollata</i> (Werner, 1898)	R C I	MAEDER 1973
<i>P. gabonensis</i> Euzet, Combes, Knoepffler, 1966	<i>Hylarana albolabris</i> (Hallowell, 1856)	R C I	MAEDER 1973
<i>P. galamensis</i> Euzet, Bourgat, Salami-Cadoux, 1974	<i>H. amnicola</i> Perret, 1977	Cameroun	DUPOUY 1978
<i>P. gallieni</i> Price, 1939	<i>H. longipes</i> Perret, 1977	Gabon	EUZET <i>et al.</i> 1966
<i>P. grassei</i> Euzet, Combes, Knoepffler, 1966	<i>Hylarana galamensis</i> (Duméril et Bibron, 1841)	R C A	EUZET <i>et al.</i> 1974
	<i>Hyla meridionalis</i> Boettger, 1875	Cameroun	MURITH <i>et al.</i> 1978
	<i>Leptopelis calcaratus</i> (Boulenger, 1906)	Cameroun	MURITH <i>et al.</i> 1978
	<i>L. hyloides</i> (Boulenger, 1906)	Togo	EUZET <i>et al.</i> 1974
	<i>L. ocellatus</i> (Mocquard, 1902)	Maroc	PRICE 1939
<i>P. ivindoi</i> Euzet, Combes, Knoepffler, 1966	<i>Hylarana lepus</i> (Andersson, 1903)	Gabon	EUZET <i>et al.</i> 1966
<i>P. illewellyni</i> Euzet, Combes, Knoepffler, 1974	<i>Afraxalus fulvovittatus brevipalmatus</i> (Peters, 1877)	R C A	EUZET <i>et al.</i> 1974
<i>P. makereri</i> Tinsley, 1973	<i>Phrynobatrachus species</i>	Cameroun	MURITH <i>et al.</i> 1978
<i>P. manganoti</i> Gallien, 1956	<i>Ptychadena superciliaris</i> (Günther, 1858)	Ouganda	TINSLEY 1973
<i>P. mashoni</i> Beverley-Burton, 1962	<i>Bufo regularis</i>	R C I	GALLIEN 1956
<i>P. perretti</i> Maeder, 1973	<i>Hylarana species</i>	Liberia	MAEDER <i>et al.</i> 1970
<i>P. pricei</i> Vercammen-Grandjean, 1960	<i>Ptychadena species</i>	Rhodésie	BEVERLEY-B. 1962
<i>P. prudhoei</i> Saoud, 1967	<i>Ptychadena oxyrhynchus</i> (Smith, 1889)	R C I	MAEDER 1973
		Togo	BOURGAT 1977
		Zaire	VERCAMMEN-G. 1960
		Cameroun	SAOUD 1967
		R C A	EUZET <i>et al.</i> 1974
		Togo	BOURGAT 1977

Polystomes	Hôtes	Pays	Auteurs
<i>P. ragnari</i> Maeder, Euzet, Combes, 1970	<i>Phrynobatrachus alleni</i> Parker, 1936	R C I	MAEDER <i>et al.</i> 1970
<i>P. togoensis</i> Bourgat, 1977	<i>P. accraensis</i> Ahl, 1923	Togo	BOURGAT 1977
<i>P. vaucheri</i> Maeder, 1973	<i>Ptychadena mascareniensis bibroni</i> (Hallowell, 1844 *)	Togo	BOURGAT 1977
<i>P. species</i>	<i>Ptychadena superciliiaris</i>	Cameroun	MURITH <i>et al.</i> 1978
	<i>Afrixalus paradoralis</i> Perret, 1960	R C I	MAEDER 1973
<i>P. species</i>	<i>Hyperolius fusciventris fusciventris</i> Peters, 1876	Cameroun	MURITH <i>et al.</i> 1978
<i>P. species</i>	<i>Hyperolius pardalis</i> Laurent, 1947	Liberia	EUZET <i>et al.</i> 1969
<i>P. species</i>	<i>Ptychadena masc. mascareniensis</i>	Cameroun	MURITH <i>et al.</i> 1978
<i>P. species</i>	<i>Ptychadena oxyrhynchus</i>	Congo	DOLLUS 1950
<i>Protopolystoma xenopi</i> (Price, 1943)	<i>Xenopus laevis</i> Daudin, 1802	R C I	EUZET <i>et al.</i> 1969
	<i>X. laevis victorianus</i> Ahl, 1924	Afr. du Sud	PRICE 1943
	<i>X. muelleri</i> (Peters, 1844)	Rhodésie	BEVERLEY-B. 1962
	/	Congo	VERCAMMEN-G. 1960
	<i>X. fraseri</i> Boulenger, 1905	Kenya	TINSLEY 1973
	<i>X. clivii</i> Peracca, 1898	Ouganda	THURSTON 1964
	<i>X. vestitus</i> Laurent, 1972 **	Nigeria	AVERY 1971
		Tanzanie	TINSLEY 1973
		Togo	BOURGAT <i>et al.</i> 1976
		Gabon	EUZET <i>et al.</i> 1966
		Ethiopie	MESKAL 1970
		Ouganda	TINSLEY 1973

* Syn. d'*hylaea* (voir PERRET 1979).** Syn. de *kigestensis*.

L'Afrique de l'Ouest a également été prospectée par de fréquentes missions. Les résultats apparaissent dans les notes de SZIDAT (1932), GALLIEN (1956), EUZET, COMBES & KNOEPFFLER (1969, 1974), MAEDER *et al.* (1970), MAEDER (1973), BOURGAT & SALAMI-CADOUX (1974), BOURGAT & COMBES (1976) et BOURGAT (1976, 1977).

Nous avons séjourné trois ans en Côte-d'Ivoire (de juillet 1974 à avril 1976 et d'avril 1977 à février 1978) afin d'entreprendre l'étude systématique des Polystomes et si possible de préciser leur place dans la famille des Polystomatidae.

La plus grande partie de cette étude s'est faite au Centre Suisse de Recherches scientifiques d'Adiopodoumé, situé à quelques kilomètres d'Abidjan. Les prospections ont été effectuées aux alentours immédiats du Centre et dans la région du sud-ouest ivoirien; l'ensemble de nos résultats concerne la faune de forêt sempervirente, en zone tropicale humide.

Les caractéristiques biogéographiques complètes de ces régions sont données dans l'Atlas de Côte-d'Ivoire publié par l'Orstom (AVENARD *et al.* 1971).

Au cours de nos séjours, nous avons récolté 2202 Amphibiens adultes, répartis en 41 espèces et 5646 têtards, représentant 19 espèces.

Les déterminations des hôtes (adultes et têtards) ont été contrôlées par le Dr J.-L. Perret, du Muséum de Genève, où tout le matériel a été déposé (hôtes et parasites).

Les Amphibiens indéterminés (*sp.* dans le tableau II) peuvent regrouper plusieurs espèces, les déterminations exactes étant en cours.

Les dissections ont montré que 203 adultes et 688 têtards étaient parasités, ce qui représente des taux d'infestation de 9 et 12%.

Parmi les nombreux Polystomes d'Amphibiens africains répertoriés jusqu'à ce jour (tableau I), huit étaient connus en Côte-d'Ivoire. Il s'agit de *Metapolystoma cachani*, *Polystoma baeri*, *P. dorsalis*, *P. ebriensis*, *P. grassei*, *P. manganoti*, *P. perreti* et *P. ragnari*.

Ces espèces (sauf *P. ragnari*) se retrouvent dans nos récoltes; *P. prudhoei*, *P. togoensis* et trois Polystomes non déterminés en font également partie (tableau II).

Les 13 espèces que nous avons récoltées sont étudiées systématiquement à l'aide de la silhouette intestinale chez l'adulte, la morphologie des hamuli, celle des néoténiques, celle des crochets larvaires et, dans la mesure du possible, la chétotaxie des larves nageantes. L'importance numérique du matériel permet une comparaison utile avec les autres collections. De ce fait, la valeur des différents critères taxonomiques généralement utilisés peut être précisée, de même que l'influence d'une vaste répartition géographique sur la variation morphologique des individus d'une même espèce.

Les collections que nous avons eu la possibilité d'examiner sont celles de Knoepffler (Gabon, 1965; Liberia et RCI, 1966; RCA, 1969), Maeder (RCI, 1967 et 1970), Miremad-Gassmann (Cameroun, 1973) et Bourgat (Togo, 1977 et 1978).

Nous remercions ces auteurs de leur aimable coopération.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Capture

Les Amphibiens adultes sont capturés de nuit à la main, à la lueur d'une lampe-torche. La plupart des individus sont pris entre 20 et 24 h., les espèces diurnes étant rares. Le transport se fait dans des boîtes en plastique ajourées, dont le fond est garni de terre et de feuilles humides. Certaines dissections ont été effectuées sur le terrain, la plupart au laboratoire et toujours à l'aide d'une loupe binoculaire.

La récolte des têtards se fait de jour, au moyen d'un filet à mailles fines, si possible en dehors des heures chaudes, les têtards restant alors tapis au fond des mares.

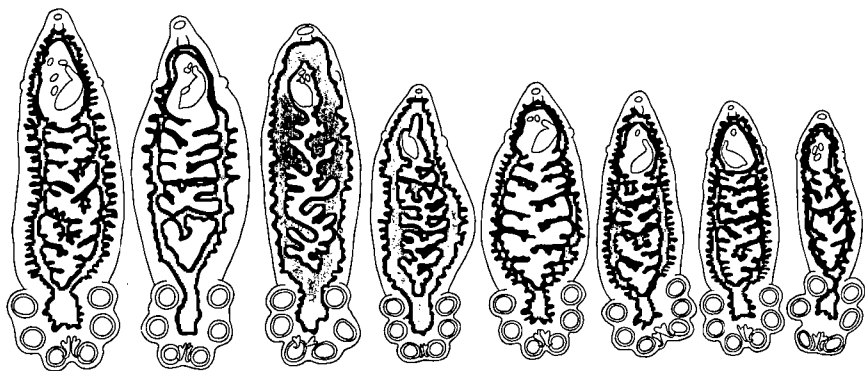
TABLEAU II
Liste des Amphibiens disséqués de 1974 à 1978, avec leurs parasites

Liste des amphibiens disséqués	Adultes disséqués	Adultes parasités	%	Tétards disséqués	Tétards parasités	%
PIPIDAE						
<i>Xenopus tropicalis</i> Gray.	39	—	—	90	—	—
BUFONIDAE						
<i>Bufo danielae</i> Perret	70	—	—	—	—	—
<i>maculatus</i> Hallowell	85	—	—	400	—	—
<i>regularis</i> Reuss	155	—	—	—	—	—
PHRYNOMERIDAE						
<i>Phrynomerus microps</i> (Peters)	1	—	—	—	—	—
RANIDAE						
<i>Arthroleptis</i> sp.	56	—	—	—	—	—
<i>Astylosternus occidentalis</i> Parker	4	—	—	100	—	—
<i>Aubria subsigillata</i> (Duméril)	5	—	—	55	—	—
<i>Dicroglossus occipitalis</i> (Günther)	434	—	—	496	35	7
<i>Hylarana</i> sp.	81	13	16	243	35 *	14,5
<i>galamanensis</i> (Duméril et Bibron)	3	—	—	—	—	—
<i>Phrynobatrachus accraensis</i> (Ahl).	123	—	—	14	—	—
<i>alleni</i> Parker	4	—	—	—	—	—
<i>calcaratus</i> (Peters)	16	—	—	—	—	—
<i>fraterculus</i> (Chabanaud)	1	—	—	—	—	—
<i>francisci</i> (Boulenger)	2	—	—	—	—	—
<i>guineensis</i> Guibé & Lamotte	1	—	—	—	—	—
<i>gutturatus</i> (Chabanaud)	2	—	—	—	—	—

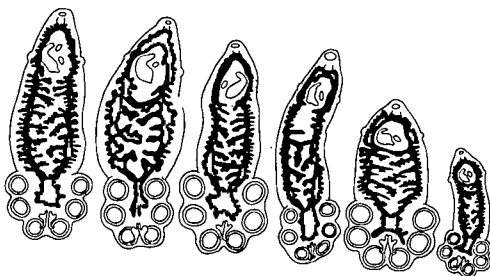
<i>libertensis</i> Barbour & Loveridge	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>plicatus</i> (Günther)	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
sp.	53	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ptychadena aequiplicata</i> (Werner)	19	3	15,5	63	3	4,5	—	—	—	—
<i>longirostris</i> (Peters)	280	117	41,5	2719	532*	19,5	—	—	—	—
<i>maccarthysensis</i> Andersson	80	20	25	60	3	5	—	—	—	—
<i>mascareniensis bibroni</i> (Hallowell)	68	14	20,5	305	44*	14,5	—	—	—	—
<i>oxyrhynchus</i> (Smith)	13	—	—	30	3	10	—	—	—	—
<i>superciliaris</i> (Günther)	361	36	—	140	2	1,5	—	—	—	—
RHACOPHORIDAE										
<i>Afraxalus dorsalis</i> (Peters)	41	—	—	282	4	1,5	—	—	—	—
<i>fulvovittatus</i> (Cope)	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>nigrieriensis</i> Schiøtz	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
sp.	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chiromantis rufescens</i> (Günther)	—	—	—	14	—	—	—	—	—	—
<i>Hemisis marmoratus</i> (Peters)	4	—	—	17	2	12	—	—	—	—
<i>Hyperolius concolor</i> (Hallowell)	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>fusciventris</i> (Schiøtz)	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>guttulatus</i> Günther	106	—	—	455	22	5	—	—	—	—
<i>nitidulus</i> Peters	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>picturatus</i> Peters	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>viridigulosus</i> Schiøtz	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>wermuthi</i> (Laurent)	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Kassina cochranæ</i> (Loveridge)	—	—	—	8	2	25	—	—	—	—
<i>Leptopelis hylaoides</i> (Boulenger)	30	—	—	155	1	0,5	—	—	—	—
<i>viridis</i> (Günther)	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phlyctimantis leonardi</i> (Boulenger)	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Présence de larves à croissance lente.

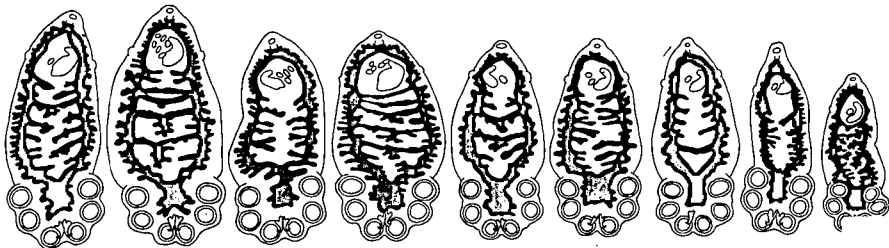
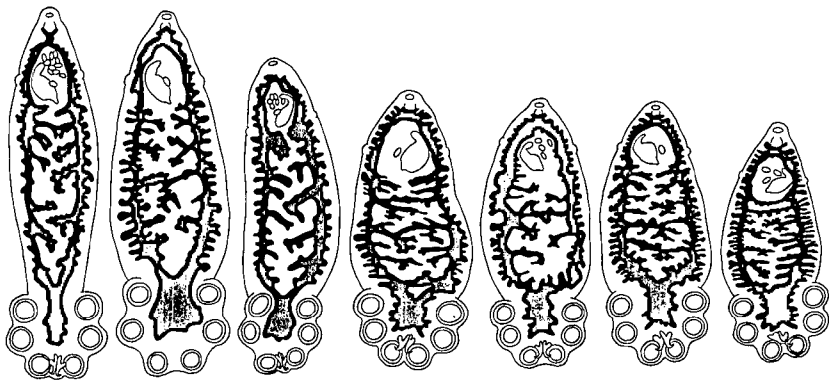
a



1mm



b



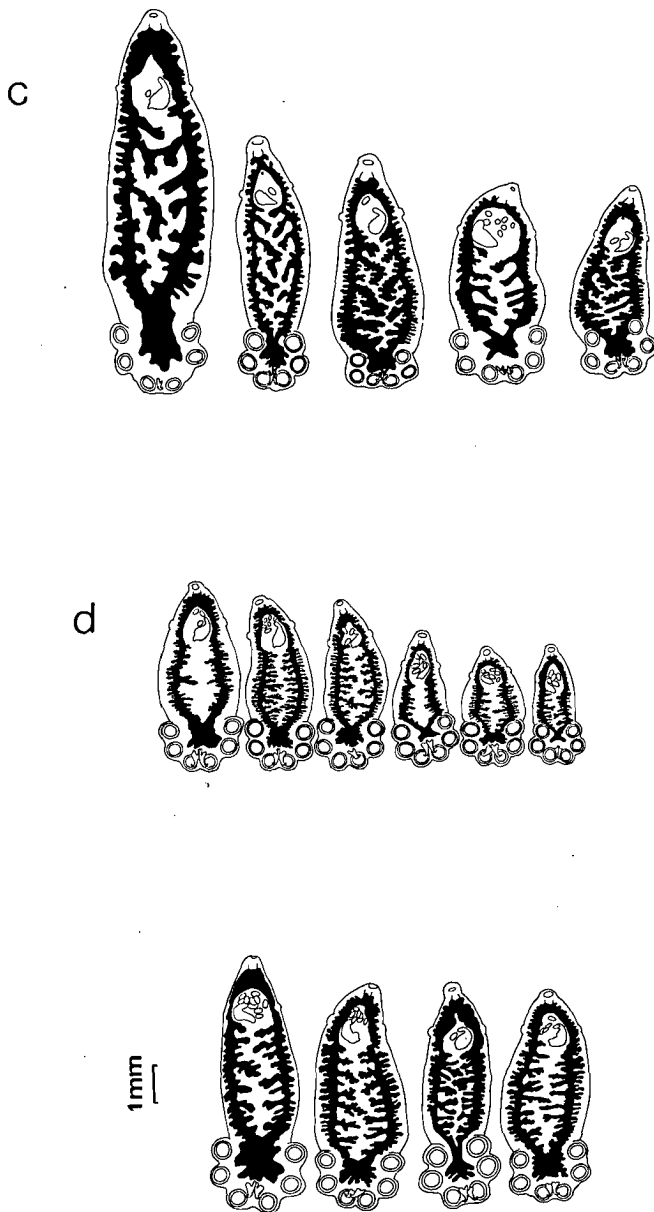


FIG. 1.

Etude comparative des silhouettes intestinales chez les adultes ovigères de 4 espèces de *Polystoma* en RCI.

a: *P. baeri*

c: *P. perreti*

b: *P. manganoti*

d: *P. togoensis*

Elevage

Les techniques utilisées pour nos élevages et manipulations de matériel sont celles décrites par GALLIEN (1935). Nous ne mentionnons ici que la marche à suivre générale et les modifications apportées aux méthodes de référence.

Les Amphibiens adultes sont gardés en terrarium à température et lumière ambiantes.

Les têtards sont gardés en aquarium à température ambiante ou à température constante (25° C) et maintenus éloignés du fond par un tissu de moustiquaire. Les œufs pondus par les parasites sont ainsi hors de portée de la voracité des têtards.

Recherche des parasites

Les hôtes adultes sont tués par congélation, puis réassouplis dans de l'eau tempérée pour la dissection et la mise en conservation à l'alcool 70%. Une congélation rapide permet de prélever les Vers encore vivants dans la vessie. Sur le terrain, les hôtes sont chloroformés.

Les corbeilles branchiales des têtards sont prélevées et déposées dans un peu d'eau. Leur observation au binoculaire avec une forte lumière transmise permet de déceler aisément les larves.

Fixation des parasites

Les Vers sont prélevés à l'aide d'une petite pincette ou d'un pinceau fin et déposés sur une lame porte-objet dans une goutte d'eau ou de Ringer. Lorsqu'ils sont en extension, ils sont fixés au Bouin ou au formol 10% entre lame et lamelle.

Les exemplaires fixés au formol sont ensuite colorés au carmin chlorhydrique (selon LANGERON 1934) avant d'être montés au Baume du Canada.

Les lames traitées au bouin sont immergées dans celui-ci (en maintenant la lamelle par un fil enroulé autour de la préparation) puis lavées à l'alcool 70% avant d'être colorées et montées au Carmin et au Baume.

L'examen des crochets haptoriaux demande des préparations écrasées entre lame et lamelle dans une goutte de gomme au chloral de Faure. Ces lames doivent être lutées.

La chétotaxie (répartition des sensilles à la surface du corps) est analysée sur des lames préparées de la manière suivante (d'après Combes, comm. pers.): les larves sont jetées vivantes dans une solution de nitrate d'argent à 3%, puis exposées aux U. V. sur de la glace, rincées et montées sur lames dans une goutte de solution (1:1) de gomme au chloral et lactophénol. Le temps d'exposition à la source lumineuse dépend de l'installation et doit être ajusté. Nous avons également obtenu de bons résultats avec une exposition de 6 min. au soleil.

Abréviations utilisées

A	:	anastomose intestinale préhaptoriale
Bu	:	sensilles buccales
C 1	:	crochets larvaires de la paire postérieure
H	:	hamuli
Ha	:	sensilles haptoriales
L	:	longueur du corps

l	:	largeur du corps
La	:	sensilles labiales
L ^h	:	longueur du haptéur
l ^h	:	largeur du haptéur
l ^v	:	largeur au niveau des vagins
n	:	nombre d'œufs dans l'utérus
O	:	dimension des œufs
R C A	:	République de Centre-Afrique
R C I	:	République de Côte-d'Ivoire
Tr D	:	sensilles troncales dorsales
Tr L	:	sensilles troncales latérales
Tr V	:	sensilles troncales ventrales
\bar{X}	:	moyenne arithmétique

III. PRÉSENTATION DES ESPÈCES

Nous avons abordé l'étude taxonomique des Polystomes à l'aide des critères généralement utilisés, c'est-à-dire l'identité de l'hôte (les Polystomes sont reconnus pour être des parasites spécifiques) et la morphologie du Ver adulte. Les éléments retenus jusqu'ici sont l'emplacement de l'ovaire (qui différencie les genres), le rapport des longueurs haptéur-corps et la silhouette intestinale.

Grâce à l'abondance de notre matériel, nous pouvons analyser des séries d'individus pour chaque espèce (fig. 1). Il nous est apparu que les éléments cités sont insuffisants pour déterminer un Ver isolé.

Nous avons cherché à utiliser d'autres critères taxonomiques, tels que la morphologie des hamuli, la silhouette des néoténiques, la morphologie des crochets larvaires (C 1) et la chétotaxie des larves nageantes. Leur valeur est discutée lors de la présentation des diverses formes évolutives qui composent notre matériel (adultes, néoténiques, larves à croissance lente et larves nageantes).

A. PRÉSENTATION DES ADULTES

Les formes vésicales ovigères de *Metapolystoma cachani*, *Polystoma baeri*, *P. mangenoti*, *P. perreti* et *P. togoensis* ont été retrouvées et mesurées. Celles de *P. baeri* et *P. togoensis* sont vues pour la première fois en RCI. Nous présentons également des Vers vésicaux de *P. ebriensis*, qui sont les premiers signalés sur la terra typica. Les adultes de *P. dorsalis*, *P. grassei* et *P. ragnari*, utilisés pour comparaison dans cette étude, proviennent de récoltes antérieures.

Metapolystoma cachani (Gallien, 1956) (fig. 2)

Hôte: *Ptychadena longirostris* (Peters, 1870)

Habitat: vessie urinaire

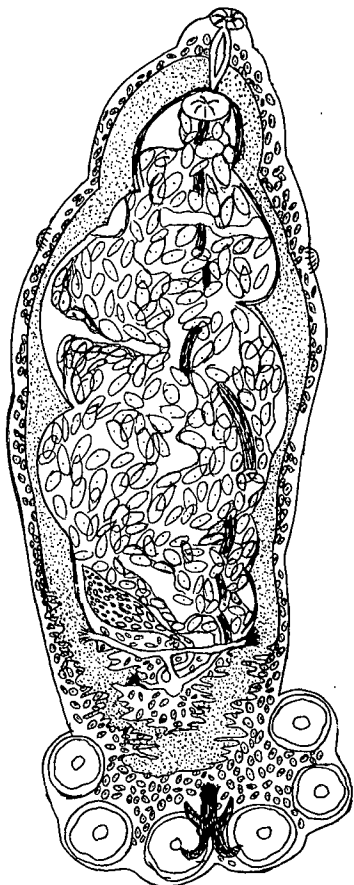
Localités: Adiopodoumé, Le Banco

Matériel étudié: 118 individus, dont 57 ovigères

Fréquence: 24% (sur 174 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 15 parasites par vessie (3,5)¹ mais au maximum 10 individus ovigères

M. cachani n'a plus été récolté depuis sa découverte à Adiopodoumé par Gallien en 1956. Les seuls individus connus sont les 10 syntypes. Nos exemplaires correspondent tout-à-fait à la description originale.



Les Vers ovigères ont en moyenne 5 mm de longueur. Le hapter occupe environ 1/5 de la longueur totale du corps. Les vagins s'ouvrent au 1/3 antérieur du corps. L'ovaire, par contre, qui se trouve à cette hauteur chez tous les adultes du genre *Polystoma*, a migré dans la partie postérieure du corps, aux 2/3 de la longueur totale environ. Le pore génital est resté antérieur. Le canal déférent et l'utérus sont fortement allongés par rapport aux *Polystoma*. L'utérus surtout est très contourné. Il se remplit d'œufs en maturation. Un individu gravide peut contenir 200 à 300 œufs prêts à être pondus. Ce long utérus permet une rétention prolongée des œufs. Les plus antérieurs dans l'utérus ont souvent fini leur embryogenèse et la larve est vivante « in utero ». *M. cachani* est ovovivipare et non plus ovipare, comme c'est la règle chez les *Polystoma*.

La transformation du système reproducteur s'est faite aux dépens de l'intestin qui s'est réduit à deux branches longitudinales latérales. Nous n'avons jamais observé d'anastomose préhaptorale.

FIG. 2.

Metapolystoma cachani chez *Ptychadena longirostris*

Metapolystoma cachani, (Gallien), 1956

Dimensions des individus ovigères: ²

L	:	3,68 à 7,25 (5,07) ³
lv	:	0,88 à 1,76 (1,22)
l	:	1,16 à 2,88 (1,98)

¹ entre () la moyenne arithmétique.

² les dimensions sont données en mm, sauf annotation spéciale.

³ (X).

L ^h :	0,91 à 1,50 (1,15)
l ^h :	1,30 à 2,35 (1,73)
A :	0
V :	0,30 à 0,50 (0,42)
H :	0,33 à 0,52 (0,43)
L ^h /L :	0,15 à 0,32 (0,23)
H/V :	2,34 à 2,94 (2,73)
V/L :	0,06 à 0,11 (0,08)
O :	67 à 78/122 à 159 μ m (72/138)
n :	8 à 390 (170)

Discussion

La particularité du système reproducteur de cette espèce, appelée à l'origine *Polystoma cachani*, a justifié son transfert dans le genre *Metapolystoma* (COMBES 1976). Par le fait de son ovoviviparité, *M. cachani* dispose d'un cycle supplémentaire de reproduction. Lorsque la rétention des œufs se prolonge, certaines larves éclosent dans l'utérus et sont expulsées du Ver géniteur. Elles se retrouvent dans la vessie. Elles se fixent alors sur la paroi vésicale à côté des parents et leur maturation commence. On observe souvent deux ou même trois générations installées côte à côte dans une même vessie. C'est le cycle interne de reproduction. Dans notre matériel, 50% des Amphibiens adultes parasités hébergent un tel cycle. Il est responsable du nombre moyen étonnamment important de Vers présents par vessie.

Polystoma baeri Maeder, Euzet & Combes, 1970 (fig. 3)

Hôte: *Ptychadena macCarthyensis* (Andersson, 1937)

Habitat: vessie urinaire

Localités: Adiopodoumé, L'Anguédédou, Le Banco

Matériel étudié: 30 individus, dont 20 ovigères

Fréquence: 26% (sur 82 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 3 parasites par vessie (1,33)

P. baeri est un Polystome à ovaire antérieur, décrit de Côte-d'Ivoire sur du matériel immature. Des formes ovigères ont été trouvées au Togo (BOURGAT 1977) et au Cameroun (MURITH *et al.* 1978). Nos exemplaires sont les premiers individus ovigères récoltés en RCI.

Dimensions des individus ovigères:

L :	4,48 à 9,34 (6,69)
l ^v :	0,97 à 2,17 (1,58)
l :	1,0 à 3,10 (2,16)
L ^h :	0,9 à 2,07 (1,74)
l ^h :	1,38 à 2,83 (2,22)
A :	0-1-2-3 (1,25)
V :	0,31 à 0,72 (0,46)

H :	0,43 à 0,59 (0,50)
L ^h /L :	0,21 à 0,39 (0,26)
H/V :	0,47 à 1,74 (1,06)
V/L :	0,04 à 0,11 (0,07)
O :	200 à 228/122 à 167 μ m (221/137)
n :	0-1-2-3-4 (1,6)

Discussion

Les caractéristiques de nos individus tombent en accord avec celles des descriptions précédentes et les plus petits de nos Vers ont des dimensions concordant avec celles des immatures décrits par Maeder.

L'étude en série de la silhouette du tube digestif (fig. 1) fait ressortir son aspect réticulé. Les caecae axiaux ont tendance à occuper tout l'espace libre entre les deux branches longitudinales principales et les anastomoses préhaptorales sont fréquentes. Cependant, en comparant cette série à celles des autres espèces, on remarque que les différences intraspécifiques sont souvent aussi prononcées que les variations interspécifiques. En conséquence, la silhouette intestinale ne permet pas de distinguer les espèces.

Jusqu'à maintenant, la reconnaissance de *P. baeri* fut essentiellement liée à celle de l'hôte.

Polystoma ebriensis Maeder, 1973 «pro parte»

Hôtes: *Ptychadena aequiplicata* (Werner, 1898) et
Ptychadena macCarthyensis (Andersson, 1937)

Habitat: vessie urinaire

Localité: Le Banco

Matériel étudié: 7 individus juvéniles

Fréquence: 5% (sur 20 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 3 parasites par vessie

Les exemplaires vésicaux de *P. ebriensis* découverts sont très jeunes et leurs dimensions correspondent plutôt à une description des stades larvaires. Ils ont été sacrifiés à l'étude de la morphologie des C 1.

Discussion

Les premières récoltes de *P. ebriensis* adultes sont celles de DUPOUY au Cameroun (1978). Le matériel type rassemblé et décrit par MAEDER en RCI (1973) est uniquement composé de parasites branchiaux. Les formes vésicales notées ici sont nouvelles pour la Côte-d'Ivoire. Cependant, trop jeunes, elles ne peuvent être utilisées pour une redescription fondée sur du matériel ivoirien.

Par contre, leurs C 1 servent de référence morphologique pour reconnaître *P. ebriensis* entre les différentes espèces de Vers hébergées par les têtards de *P. aequiplicata* en RCI. En effet, la description originale de MAEDER (1973) est malheureusement fondée sur un mélange des deux espèces *P. baeri* et *P. ebriensis*. Cela explique les remarques de DUPOUY (1978), qui s'étonne du peu d'affinités morphologiques entre la forme vésicale camerounaise et la forme branchiale ivoirienne décrite par MAEDER.

Enfin, la présence de *P. ebriensis* chez deux hôtes différents est un des rares exemples de non-spécificité parasitaire connus chez les Polystomes vésicaux. Ce cas d'exception

pourrait simplement révéler une proche parenté entre les deux hôtes. Dans nos récoltes, les deux Amphibiens sont fort semblables et certains individus (peut-être hybrides ?) ont été difficiles à déterminer.

***Polystoma mangeloti* Gallien, 1956 (fig. 4)**

Syn.: *P. vaucheri* Maeder, 1973 nov. syn.

Hôte: *Ptychadena superciliaris* (Günther, 1858)

Habitat: vessie urinaire

Localités: Adiopodoumé, L'Anguédédou, Le Banco

Matériel étudié: 53 individus, dont 21 ovigères

Fréquence: 11% (sur 281 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 5 parasites par vessie (1,52)

Dimensions des individus ovigères:

L	:	3,82 à 9,70 (5,99)
l ^v	:	1,17 à 2,31 (1,78)
l	:	1,48 à 3,24 (2,36)
L ^h	:	1,24 à 2,17 (1,64)
l ^h	:	1,59 à 3,07 (2,24)
A	:	0-1-2-4-5 (1,71)
V	:	0,38 à 0,59 (0,47)
H	:	0,31 à 0,55 (0,41)
L ^h /L	:	0,22 à 0,33 (0,28)
H/V	:	0,69 à 1,18 (0,92)
V/L	:	0,06 à 0,11 (0,08)
O	:	194 à 222/128 à 172 μ m (204/141)
n	:	0-1-2-3-4-5-6-7 (2,5)

Discussion

Nos individus correspondent aux descriptions antérieures de *P. mangeloti* de RCI et du Liberia par GALLIEN (1956), MAEDER *et al.* (1970) et MAEDER (1973). L'étude en série de la silhouette de l'intestin (fig. 1) fait apparaître une nette ressemblance de ce matériel avec *P. baeri*. L'aspect très réticulé du système digestif interne chez certains individus a conduit MAEDER (1973) à décrire une nouvelle espèce: *Polystoma vaucheri*. Ce caractère seul diffère dans notre matériel, la forme des hamuli entre autres ne variant pas en fonction de l'intensification des ramifications intestinales. Les « grands crochets à manche et garde puissants » caractéristiques de *P. vaucheri* se rencontrent également, parmi nos exemplaires, chez des individus à intestin relativement peu ramifié. Cette disposition intestinale plus ou moins compliquée se retrouve d'ailleurs chez *P. perreti* et chez *P. baeri*.

Afin de nous assurer de la réelle réduction du système digestif axial chez certains individus, nous avons débité trois adultes en coupes sériées frontales. L'examen des préparations montre que les parois intestinales forment effectivement des diverticules peu étendus. L'aspect simplifié du tube digestif n'est donc pas lié à son degré de réplétion.

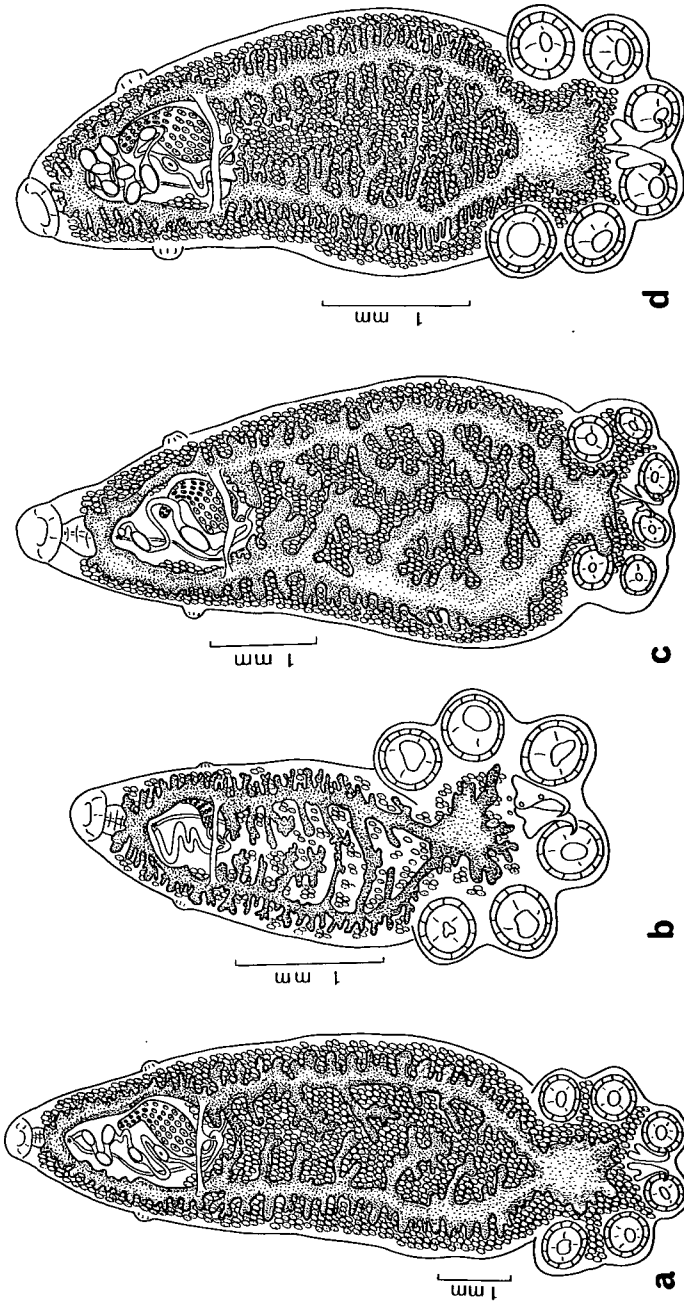


FIG. 3 à 6.

Polystoma baeri chez *Ptychadena macarthiensis* (a); *P. manganoti* chez *Ptychadena superciliaris*, individu vésical immature (b); *P. perreti* chez *Hylarana* sp. (c); *P. togoensis* chez *Ptychadena mascareniensis tibroni* (d).

L'étude des C 1 présentée plus loin ne permet pas non plus de mettre à jour deux morphologies en corrélation avec les variations intestinales.

Nous considérons que nos récoltes ne permettent pas de conclure à la présence de deux Polystomes distincts dans la vessie de *Ptychadena superciliaris*. Par conséquent, nous considérons *P. vaucheri* Maeder, 1973 comme synonyme de *P. mangenoti* Gallien, 1956.

Polystoma perreti Maeder, 1973 (fig. 5)

Hôte: *Hylarana* sp.¹

Habitat: vessie urinaire

Localité: Le Banco

Matériel étudié: 7 individus dont 5 ovigères

Fréquence: 10% (sur 63 hôtes)

Taux d'infestation: 1 parasite par vessie

Dimensions des individus ovigères:

L	:	4,68 à 11,45 (6,89)
lv	:	1,32 à 2,55 (1,82)
l	:	1,60 à 3,24 (2,44)
L ^h	:	0,96 à 2,31 (1,54)
l ^h	:	1,72 à 2,89 (2,21)
A	:	0-1 (0,20)
V	:	0,36 à 0,50 (0,42)
H	:	0,34 à 0,41 (0,38)
L ^h /L	:	0,17 à 0,28 (0,23)
H/V	:	0,83 à 1,0 (0,90)
V/L	:	0,04 à 0,08 (0,07)
O	:	216 à 244/161 à 183 μ m (233/172)
n	:	0-1-2-6 (2,0)

Discussion

Nos Vers correspondent à *P. perreti* décrit en RCI (MAEDER 1973), mais comprennent de plus des individus plus grands que les syntypes.

L'appareil digestif fortement réticulé rappelle celui des récoltes antérieures (fig. 1). Les hamuli présentent la même profonde encoche que les syntypes ivoiriens et que les exemplaires signalés au Togo (BOURGAT 1977).

Polystoma togoensis Bourgat, 1977 (fig. 6)

Hôte: *Ptychadena mascareniensis bibroni* (Hallowell, 1844)²

Habitat: vessie urinaire

Localités: Adiopodoumé, Le Banco

¹ *H. albolabris* auct. en RCI diffère d'*H. albolabris* (Hallowell); Perret, in litt.

² syn. d'*hylaeta*; PERRET 1979.

Matériel étudié: 23 individus, dont 12 ovigères

Fréquence: 30% (sur 49 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 5 parasites par vessie (1,71)

P. togoensis a été découvert presque simultanément au Togo (BOURGAT 1977), au Cameroun (MURITH *et al.* 1978) et en RCI. Ce Ver est de morphologie classique, à ovaire antérieur. Cependant, nous avons remarqué que l'emplacement de cet organe est légèrement plus postérieur chez *P. togoensis* (le rapport avec la longueur du corps sans le hapter est de 0,4) que chez *P. baeri* (rapport 0,3), ceci calculé sur 10 individus de chaque espèce.

La silhouette intestinale de *P. togoensis* a une nette tendance à libérer l'espace central du corps (fig. 1). Les caecax axiaux internes sont réduits. Ils atteignent rarement la moitié du corps et ne s'imbriquent pas les uns dans les autres. Un seul Ver présente une anastomose préhaptoriale. L'aspect simplifié du tube digestif est général chez *P. togoensis*. Toutefois, certains individus sont peu différents des espèces voisines.

Dimensions des individus ovigères:

L	:	3,02 à 6,79	(4,64)
l ^v	:	0,93 à 1,62	(1,32)
l	:	1,14 à 2,55	(1,81)
L ^h	:	0,93 à 1,72	(1,36)
l ^h	:	1,39 à 2,52	(1,94)
A	:	0-1	(0,09)
V	:	0,34 à 0,48	(0,40)
H	:	0,40 à 0,54	(0,47)
L ^h /L	:	0,25 à 0,38	(0,30)
H/V	:	0,83 à 1,20	(1,00)
V/L	:	0,04 à 0,11	(0,08)
O	:	172 à 250/117 à 194	µm (217/138)
n	:	1 à 10	(5,1)

Discussion

Les exemplaires trouvés au Cameroun ont les mêmes dimensions que ceux étudiés ici. La comparaison avec le matériel type togolais confirme l'appartenance de nos individus à l'espèce *P. togoensis*, grâce à la correspondance des différentes mensurations. Seule, la longueur du hapter est relativement plus élevée chez nos individus: 1,36 au lieu de 1,03.

Les silhouettes intestinales sont bien celles relevées sur le matériel original. Les hamuli sont du même type que ceux observés sur le matériel togolais et ont les mêmes dimensions.

Conclusion

L'observation de la silhouette intestinale permet de distinguer deux groupes ou deux tendances évolutives chez les Polystomes. Mais cet élément relativement nouveau en taxonomie ne saurait non plus suffire à déterminer les individus.

Les deux groupes d'espèces sont les suivants :

- 1) le premier réunit les espèces à intestin ramifié dont les caecax axiaux internes peuvent former un véritable réseau digestif central. Les anastomoses préhaptoriales sont fréquentes. Ce sont *P. baeri*, *dorsalis*, *mangenoti*, *perreti* et *P. ragnari*, que nous avons pu observer, bien que ne faisant pas partie de nos propres récoltes;
- 2) le second groupe comprend les espèces dont les silhouettes intestinales sont essentiellement formées par les deux branches principales descendantes; les diverticules transverses sont restreints.

M. cachani et *P. togoensis* font partie de ce groupe. D'après la littérature, *P. ebriensis*, *grassei*, *pricei* et *prudhoei* sont du même type, ainsi que *P. chiro mantis*, décrit tout dernièrement (DUPOUY & KNOEPFFLER 1978).

Ce résultat est intéressant à relever, car les autres éléments morphologiques que nous utiliserons en cours de travail pour différencier les Polystomes confirmeront sa valeur.

B. PRÉSENTATION DES HAMULI

a) Morphologie

Les hamuli ou grands crochets haptoriaux des Vers adultes sont utilisés pour différencier les espèces. Chez certaines, comme *P. perreti*, leur silhouette est assez caractéristique pour être retenue comme élément de référence spécifique. Grâce au nombre important d'individus à disposition, nous avons étudié ces crochets par séries et tenté de préciser la valeur exacte de leur morphologie en systématique.

Les hamuli se forment au fur et à mesure de la croissance du Ver vésical et leur état de développement est représentatif de l'âge du Polystome. Leur morphologie est pourtant un critère important de détermination, tant pour les espèces européennes qu'africaines. Un système de mensurations précises de ces éléments a été utilisé par EUZET, COMBES & BATCHVAROV en 1974, pour déterminer des Polystomes corses. Nous essayons de différencier notre matériel adulte, qui comprend 8 espèces, en comparant la morphologie des hamuli. Pour chacune des espèces, nous avons relevé une série de hamuli d'individus ovigères (fig. 7). Dans quelques cas, nous avons également pu présenter une série de hamuli d'individus immatures. Chaque hamulus a été mesuré selon la méthode citée plus haut et les valeurs provenant des Vers ovigères sont reportées sur des diagrammes de dispersion (fig. 8).

Les différentes espèces de Polystomes récoltées en RCI se répartissent sur ces diagrammes, sauf celles hébergées par *Ptychadena spp.* Là, en effet, seul *M. cachani* se singularise du groupe. Le relevé des moyennes fait état de la même ressemblance entre *P. baeri*, *P. mangenoti* et *P. togoensis* (fig. 9). Nous atteignons la limite de la validité de ce critère en taxonomie.

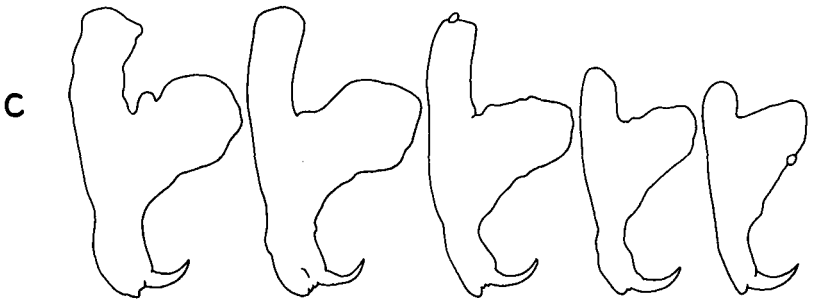
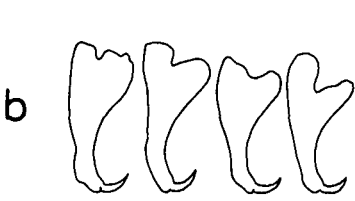
b) Variation géographique

Les hamuli se révèlent intéressants comme références des variations intraspécifiques induites par les différences de localisation des populations.

L'étude en série des hamuli des espèces à large répartition géographique montre que des variations morphologiques sont susceptibles d'intervenir au sein d'une même espèce entre le matériel de différentes provenances (RCI, Togo, Cameroun).



100 μ m]



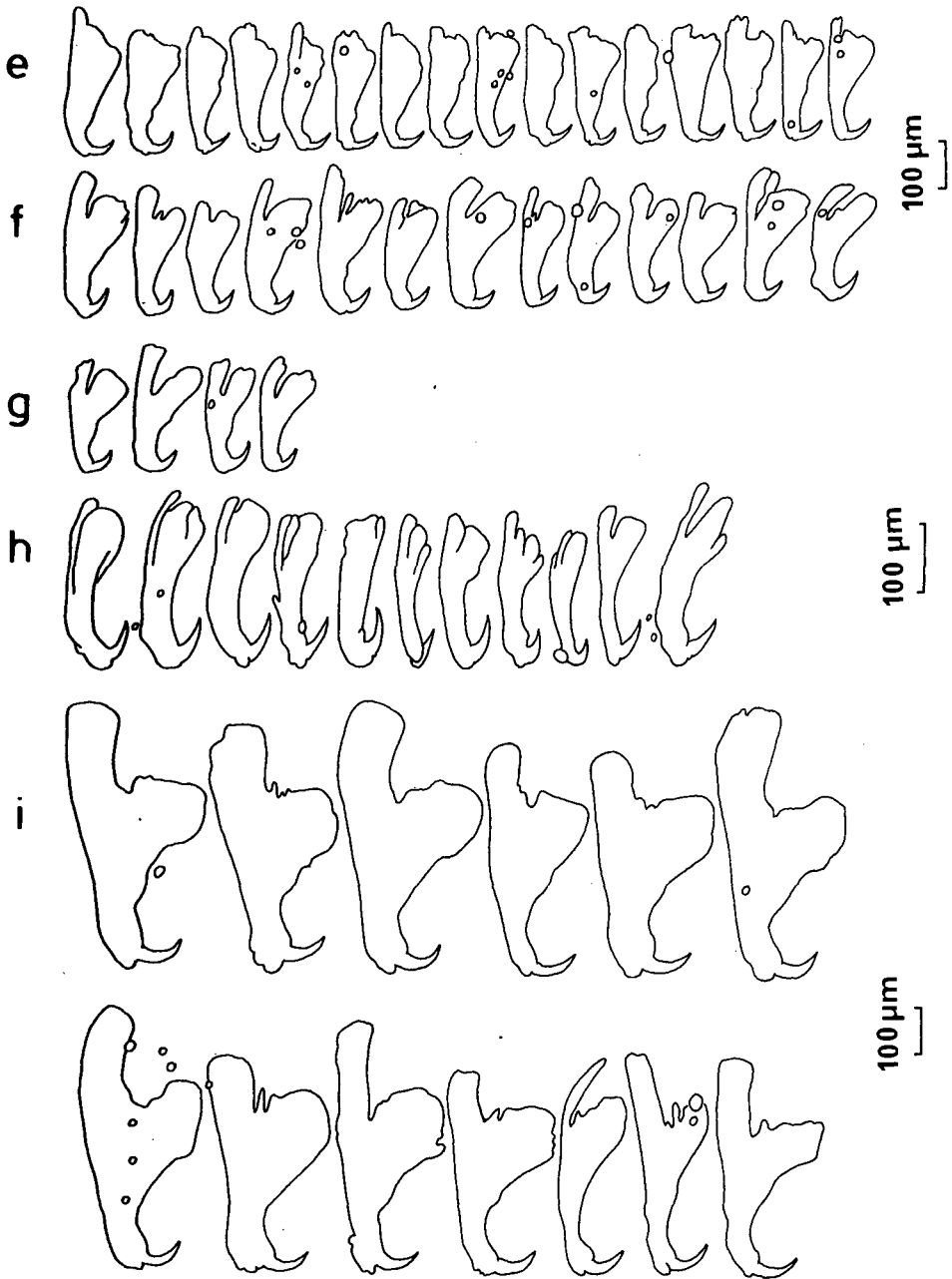


FIG. 7.

Etude comparative de la morphologie des hamuli des Polystomes vésicaux:

- a: *M. cachani*, matures; b: *M. cachani*, immatures; c: *P. baeri*, matures;
 d: *P. baeri*, immatures; e: *P. dorsalis*, immatures; f: *P. grassei*, matures;
 g: *P. grassei*, immatures; h: *P. grassei*, matures, Cameroun; i: *P. manganoti*, matures.

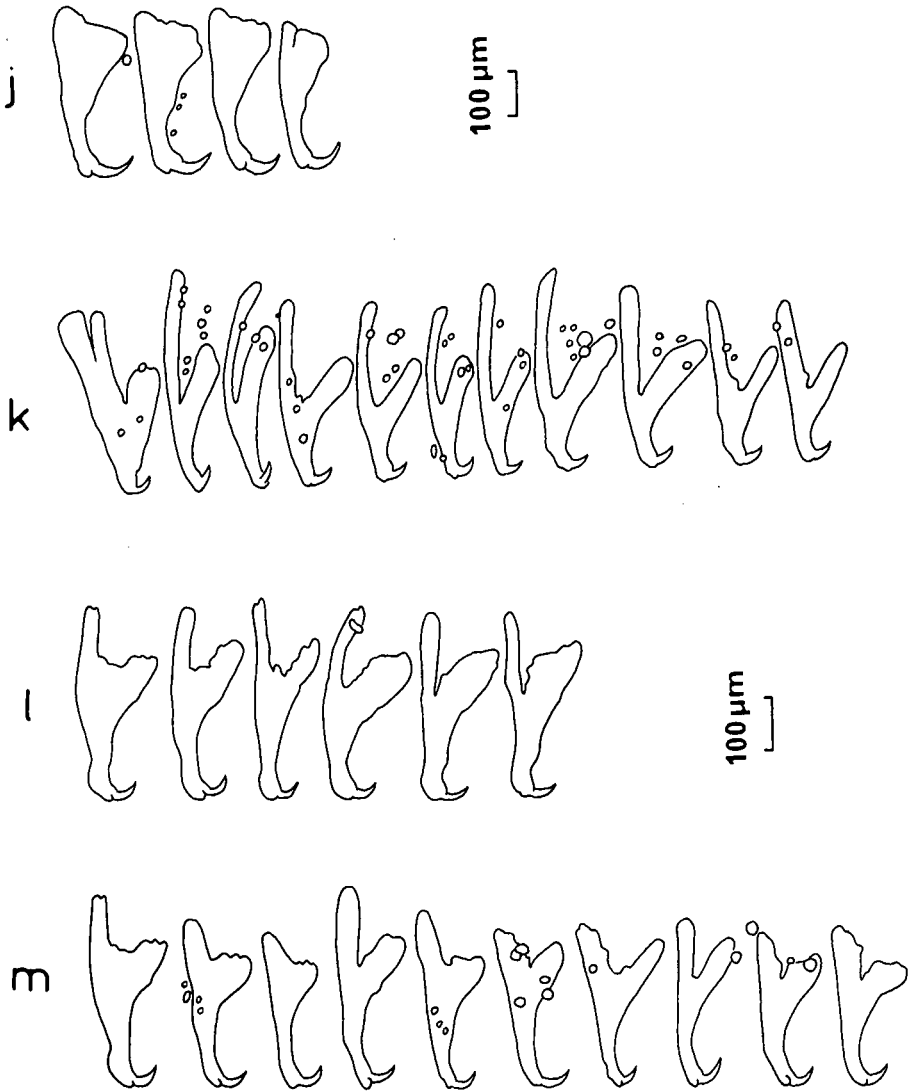
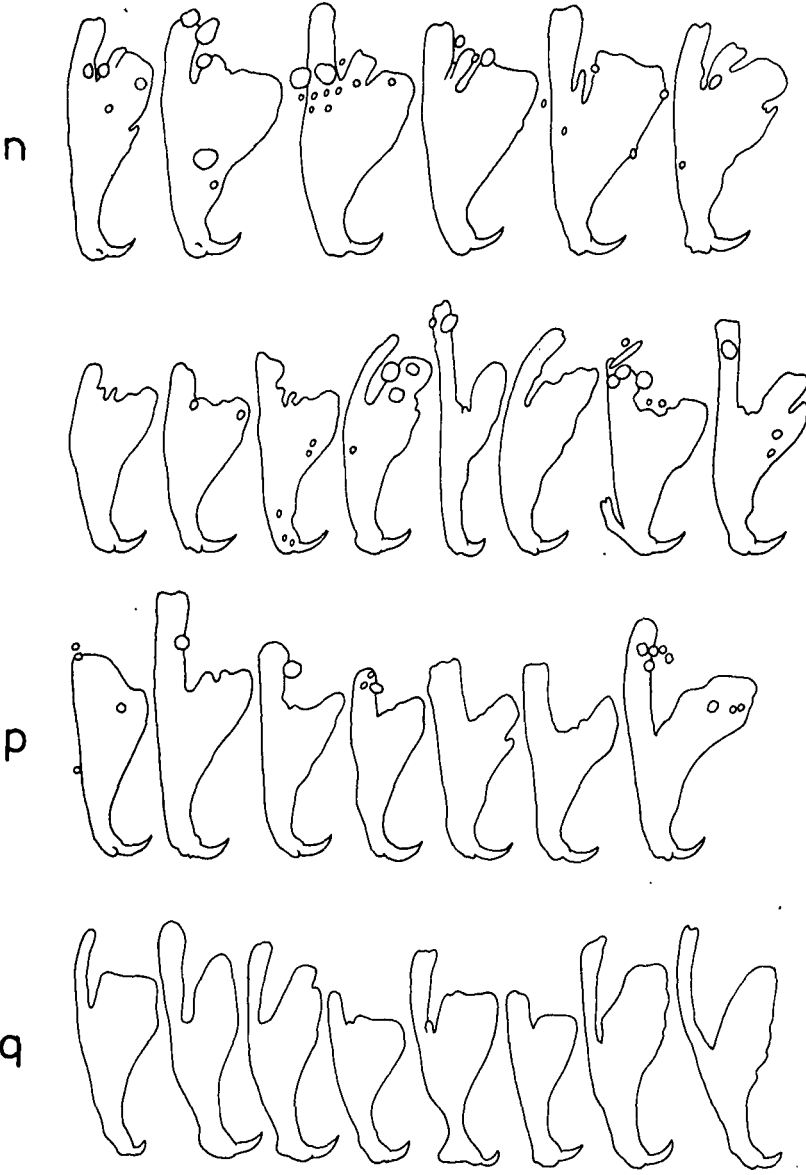


FIG. 7.

Etude comparative de la morphologie des hamuli des Polystomes vésicaux:

j: *P. mangenoti*, immatures; k: *P. perreti*, matures; l: *P. ragnari*, matures;
 m: *P. ragnari*, matures, Togo; n: *P. togoensis*, matures; p: *P. togoensis*, matures, Togo;
 q: *P. togoensis*, matures, Cameroun.



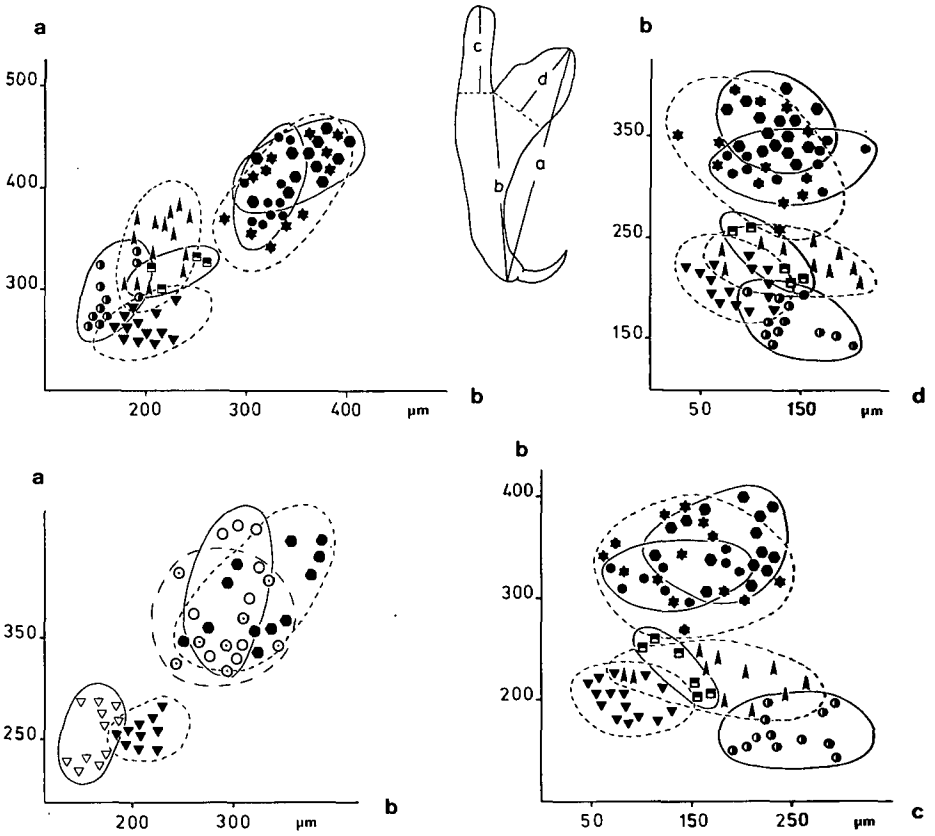


FIG. 8.
(en haut et en bas à droite).

Diagrammes de dispersion des mesures a, b, c et d des hamuli des Polystomes matures en RCI.

- | | |
|-----------------------|-----------------------|
| ▲ <i>M. cachani</i> | ● <i>P. perreti</i> |
| ● <i>P. baeri</i> | ■ <i>P. ragnari</i> |
| ▼ <i>P. grassei</i> | ★ <i>P. togoensis</i> |
| ● <i>P. mangenoti</i> | |

FIG. 10.

(en bas à gauche). Diagramme de dispersion des mesures a et b des hamuli des Polystomes de RCI, du Togo et du Cameroun:

- | | |
|--------------------------------|----------------------------------|
| ▼ <i>P. grassei</i> , RCI | ● <i>P. togoensis</i> , RCI |
| ▽ <i>P. grassei</i> , Cameroun | ⊙ <i>P. togoensis</i> , Togo |
| | ○ <i>P. togoensis</i> , Cameroun |

Prenons comme exemple deux espèces bien représentatives du phénomène: *P. togoensis*, parasite d'un Ranidae migrateur, et *P. grassei*, parasite d'un Hyperoliinae essentiellement arboricole. Les diagrammes de dispersion établis avec les grandeurs a, b, c et d

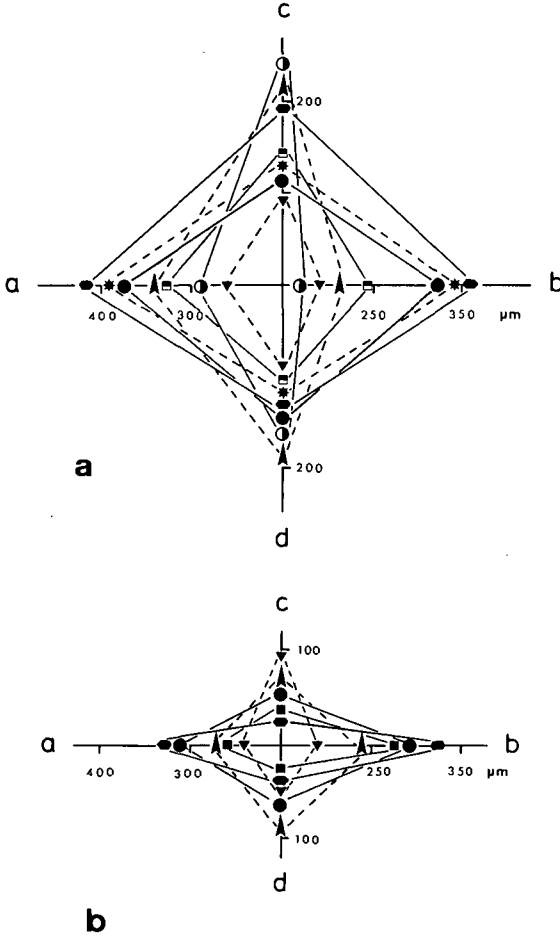


FIG. 9.

Représentation des valeurs moyennes des mesures a, b, c et d des hamuli des Polystomes de RCI.

- a: hamuli des Vers vésicaux matures
- b: hamuli des Vers vésicaux immatures

montrent que la distribution géographique n'a pas influencé la morphologie des hamuli chez *P. togoensis*, alors qu'une sensible différence apparaît chez *P. grassei* entre les exemplaires récoltés en RCI et ceux provenant du Cameroun (fig. 10).

Les contacts sans doute fréquents entre les diverses populations de *P. togoensis*, dont l'hôte se rencontre dans toute la zone ouest-africaine, maintiennent l'homogénéité

de l'espèce. Chez *P. grassei*, hébergé par des Amphibiens plus sédentaires, l'isolement géographique a favorisé de rapides spéciations chez l'hôte, qui n'ont pas échappé au parasite.

Cette étude géomorphologique est refaite à l'aide des C 1 et les résultats sont intéressants à comparer.

Conclusion

Plusieurs espèces peuvent être séparées par les hamuli; mais d'autres restent indifférenciables par ce critère, qui n'est donc pas hautement sélectif.

Une forte taille des hamuli est caractéristique des Vers vésicaux âgés. Des diagrammes sont établis à l'aide des valeurs moyennes a, b, c et d de chaque espèce. Ils mettent en évidence la différence de morphologie entre les hamuli des Vers matures et immatures (fig. 9). (Chez *P. dorsalis*, nous ne disposons cependant pas de formes matures).

Il se dégage des deux schémas que la valeur b est la plus spécifique et la plus stable entre le matériel jeune et ovigère. Les valeurs c et d montrent que la garde et le manche croissent en dernier.

On peut encore noter le rapport inversement proportionnel entre les valeurs b/c ou b/d. La formation du manche et de la garde ne correspond pas uniquement à un apport de matière: un écartement du crochet s'effectue conjointement, au détriment de la longueur b.

C. PRÉSENTATION DES NÉOTÉNIQUES

La majorité des larves que nous avons récoltées sur les têtards sont des néoténiques qui, rappelons-le, sont les formes ovigères branchiales des Polystomes. Nous les présentons ci-après. Pour *M. cachani*, *P. baeri*, *P. ebriensis*, *P. manganoti* et *P. togoensis*, nos descriptions sont nouvelles, de même que pour la forme ovigère de *P. dorsalis*. Nous signalons la présence de néoténiques chez trois hôtes nouveaux.

On peut noter ici que deux têtards de *Ptychadena oxyrynchus* trouvés infestés n'ont fourni que de très jeunes larves. Ce matériel a été sacrifié à l'étude des C 1.

Comme dans le cas des Polystomes adultes, nous étudions chaque espèce par séries aussi complètes que possible d'individus ovigères. Nous examinons la forme générale du Ver, la silhouette du tube digestif et la morphologie des C 1 (fig. 11). Ce dernier élément de détermination est nouveau et nous reviendrons sur sa valeur précise en taxonomie.

Metapolystoma cachani (Gallien, 1956) (fig. 12)

Hôte: *Ptychadena longirostris* (Peters, 1870)

Habitat: branchies

Localités: Abié, Adiopodoumé, Oumé, Monogaga, Taï

Matériel étudié: 252 individus, dont 69 ovigères

Fréquence: 9% (sur 2706 têtards)

Taux d'infestation: 1 à 2 parasites par têtard

Les néoténiques récoltés sur les têtards de *P. longirostris* ont un corps allongé, fusiforme, terminé par un hapter circulaire bien dégagé de la silhouette générale du Ver. L'ovaire est antérieur, l'utérus court ne contient qu'un œuf, un deuxième peut être en formation dans l'ootype.

Les deux branches intestinales longitudinales, qui portent de nombreux caecax axiaux internes et externes, se rejoignent dans la partie postérieure du corps. Cette anastomose s'étire dans le haptère et forme un Y.

Les C 1 sont présentés en séries sur la figure 11. Ils se caractérisent par leur grande taille et leur manche allongé.

Les individus ovigères sont récoltés sur les branchies gauches des têtards et en général, un seul est présent par hôte.

Dimensions des individus ovigères: ¹

L	:	1,68 à 4,20 (2,65)
l	:	0,58 à 1,34 (0,86)
L ^h	:	0,44 à 0,86 (0,70)
l ^h	:	0,65 à 1,29 (0,86)
A	:	0
V	:	138 à 231 μ m (196)
C 1	:	39 à 41 μ m (40)
L ^h /L	:	0,26
V/L	:	0,07
O	:	169 à 200/100 à 200 μ m (178/134)
n	:	0-1

Discussion

La découverte du néoténique de *M. cachani*, qui a déjà fait l'objet d'une brève note (MURITH *et al.* 1977), est d'importance, car elle permet de préciser la position des *Metapolystoma* dans la phylogénie des Polystomes.

L'adulte, ovovivipare, se différencie du genre *Polystoma* par son ovaire postérieur et son long utérus contourné rempli d'œufs en formation. De plus, il utilise un cycle interne de reproduction, observé dans 50% des vessies parasitées. Ces caractères le rapproche fortement du genre *Eupolystoma*, qui se reproduit uniquement par cycle interne (COMBES, BOURGAT & SALAMI-CADOUX 1973).

Le cumul d'un cycle néoténique branchial et d'un cycle vésical interne définit *Metapolystoma* comme un intermédiaire entre les genres *Polystoma* et *Eupolystoma* dans l'échelle des modalités adaptatives des Polystomatidae.

Le fait que les néoténiques matures soient presque toujours seuls sur l'hôte résulte sans doute d'une compétition-élimination en cours de croissance. Les mécanismes de ce fait observé restent à découvrir.

Polystoma baeri Maeder, Euzet & Combes, 1970

Hôte: *Ptychadena maccarthysensis* (Andersson, 1937)

Habitat: branchies

Localité: Adiopodoumé

Matériel étudié: 3 individus juvéniles

¹ Les dimensions sont données en mm, sauf annotation spéciale.

Fréquence: 5% (sur 60 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 2 parasites par têtard

Discussion

Nous disposons de trois exemplaires pris dans la nature. Nous renonçons à les décrire, car leurs dimensions sont encore larvaires. Nous nous bornons à signaler la présence du néoténique de *P. baeri* en RCI. Les déterminations reposent sur l'identité de l'hôte et sur l'observation des C 1 (fig. 11).

Les trois parasites étaient fixés sur la branchie opposée au spiracle.

Nous avons contrôlé expérimentalement l'existence du néoténique de *P. baeri*. Vingt jeunes têtards de *P. maccarthyensis* ont été infestés par des larves nageantes issues de *P. baeri* vésicaux. Deux individus néoténiques ont été obtenus: un immature de 8 jours et un ovigère de 25 jours. Ces exemplaires ont été sacrifiés à la préparation des C 1 afin de s'assurer de leur appartenance à l'espèce *P. baeri*. Nous avons observé que le néoténique de *P. baeri* est fort semblable, morphologiquement, à celui de *P. manganoti*.

Une illustration de *P. baeri* néoténique a déjà paru: il s'agit de la forme qui figure sous le nom de *P. ebriensis* dans le travail de MAEDER (1973). Cette dernière espèce a en effet été décrite d'après l'observation de plusieurs espèces mélangées. Nous avons redéterminé le matériel à l'aide des C 1.

Polystoma dorsalis Maeder, Euzet & Combes, 1970 (fig. 13)

Hôte: *Afrivalus dorsalis* (Peters, 1875)

Habitat: branchies

Localité: L'Anguédédou

Matériel étudié: 6 individus, dont 4 ovigères

Fréquence: 1,5% (sur 280 hôtes)

Taux d'infestation: 1 à 3 parasites par têtard

Le néoténique de *P. dorsalis* est de silhouette massive, avec un hapter dans le prolongement direct du corps. Sur les 6 individus récoltés, 4 présentent une ou deux anastomoses intestinales préhaptorales. Les C 1 sont à manche court et à lame longue et effilée.

Dimensions des individus ovigères:

L	:	1,35 à 1,89 (1,70)
l	:	0,53 à 0,61 (0,57)
L ^h	:	0,34 à 0,40 (0,37)
l ^h	:	0,56 à 0,59 (0,58)
A	:	0-1-2 (1,1)
V	:	137 à 147 μ m (142)
C 1	:	40 à 43 μ m (42,5)
L ^h /L	:	0,22
V/L	:	0,08
O	:	119 à 168/68 à 147 μ m (144/108)
n	:	0-1

Discussion

Notre matériel correspond à la description originale de Maeder (faite sur des individus immatures), par les C 1 et par la présence de fortes anastomoses intestinales pré-haptoriales. A notre connaissance, *P. dorsalis* est la première espèce dont le néoténique ait montré cette particularité en Afrique. En Europe, par contre, le cas est fréquent, ce qui nous rend prudent quant à la valeur spécifique de ce critère.

Il est intéressant de noter que *P. dorsalis* se révèle être une espèce proche de *P. mangenoti* et *P. baeri* par les stades larvaires, alors que la morphologie des Vers adultes est bien différente.

Les parasites étaient tous situés sur la branchie opposée au spiracle.

Polystoma ebriensis Maeder, 1973 *pro parte* (fig. 14)

Hôte: *Ptychadena aequiplicata* (Werner, 1898)

Habitat: branchies

Localité: Adiopodoumé

Matériel étudié: 10 individus, dont 6 ovigères

Fréquence: 8% (sur 50 hôtes)

Taux d'infestation: 1 parasite par têtard

Le néoténique de *P. ebriensis* est de silhouette fusiforme, avec un hapteur circulaire bien dégagé du corps. L'intestin dessine un Y par son anastomose terminale. Cette morphologie ressemble beaucoup à celle des néoténiques de *M. cachani*. Les C 1 sont à lame courte et massive et à long manche, comme ceux de *M. cachani* (fig. 11).

Dimensions des individus ovigères:

L	:	2,52 à 4,08 (3,45)
l	:	0,71 à 1,41 (1,11)
L ⁿ	:	0,41 à 0,68 (0,54)
l ⁿ	:	0,44 à 1,09 (0,71)
A	:	0
V	:	136 à 221 µm (193)
C 1	:	42,5 à 44,5 µm (43)
L ⁿ /L	:	0,16
V/L	:	0,06
O	:	170 à 187/119 à 170 µm (181/136)
n	:	0-1

Discussion

Un néoténique ovigère a déjà été décrit chez *Ptychadena aequiplicata* par MAEDER en 1973.

Cependant, le réexamen du matériel original réuni sous le nom de *P. ebriensis* par cet auteur nous a convaincu que plusieurs espèces s'y trouvent mélangées. L'une est caractérisée par un corps massif avec une anastomose intestinale haptoriale peu volumi-

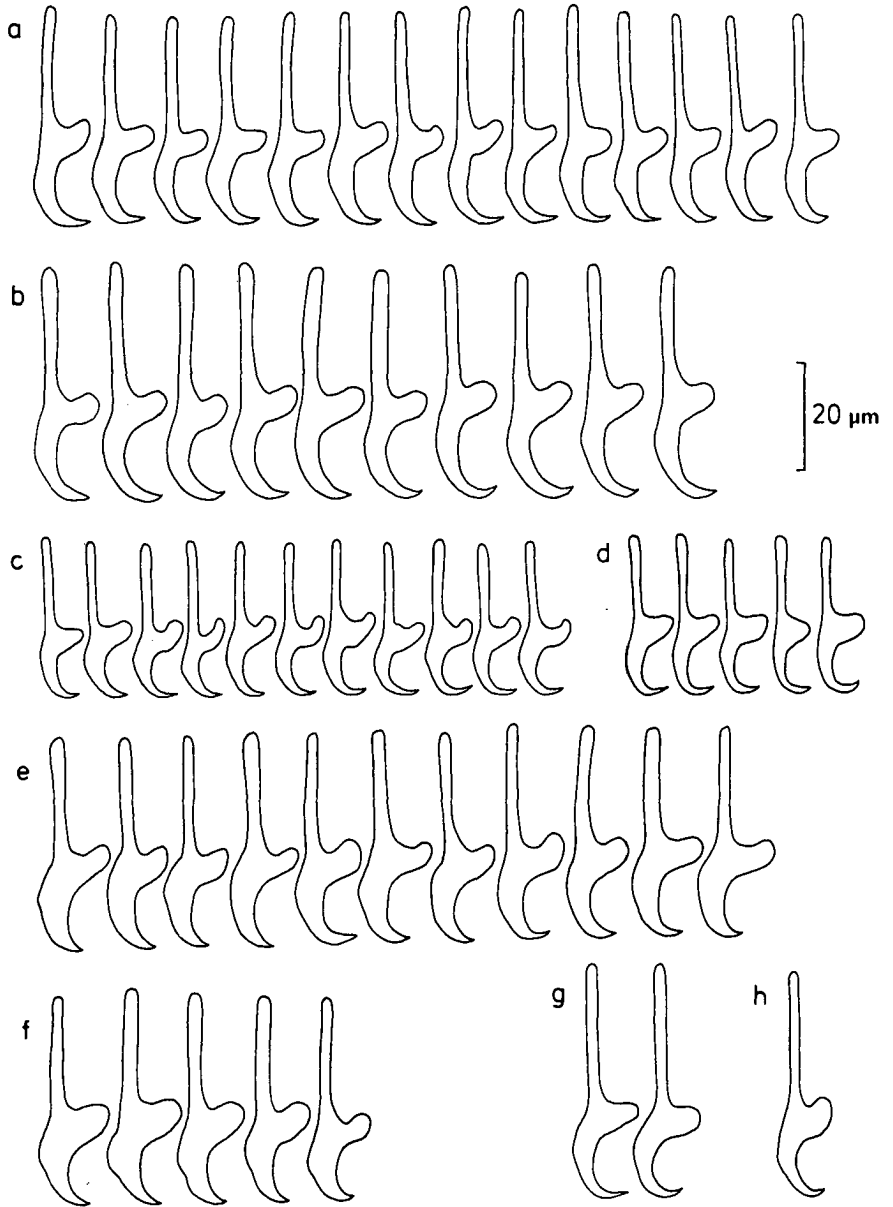


FIG. 11.

Etude comparative de la morphologie des C 1 des Polystomes:

a: *M. cachani*; b: *P. ebiensis*; c: *P. grassei*, RCI; d: *P. grassei*, Cameroun;
 e: *P. togoensis*, RCI; f: *P. togoensis*, Togo; g: *P. prudhoei*, RCI; h: *P. prudhoei*, RCA.

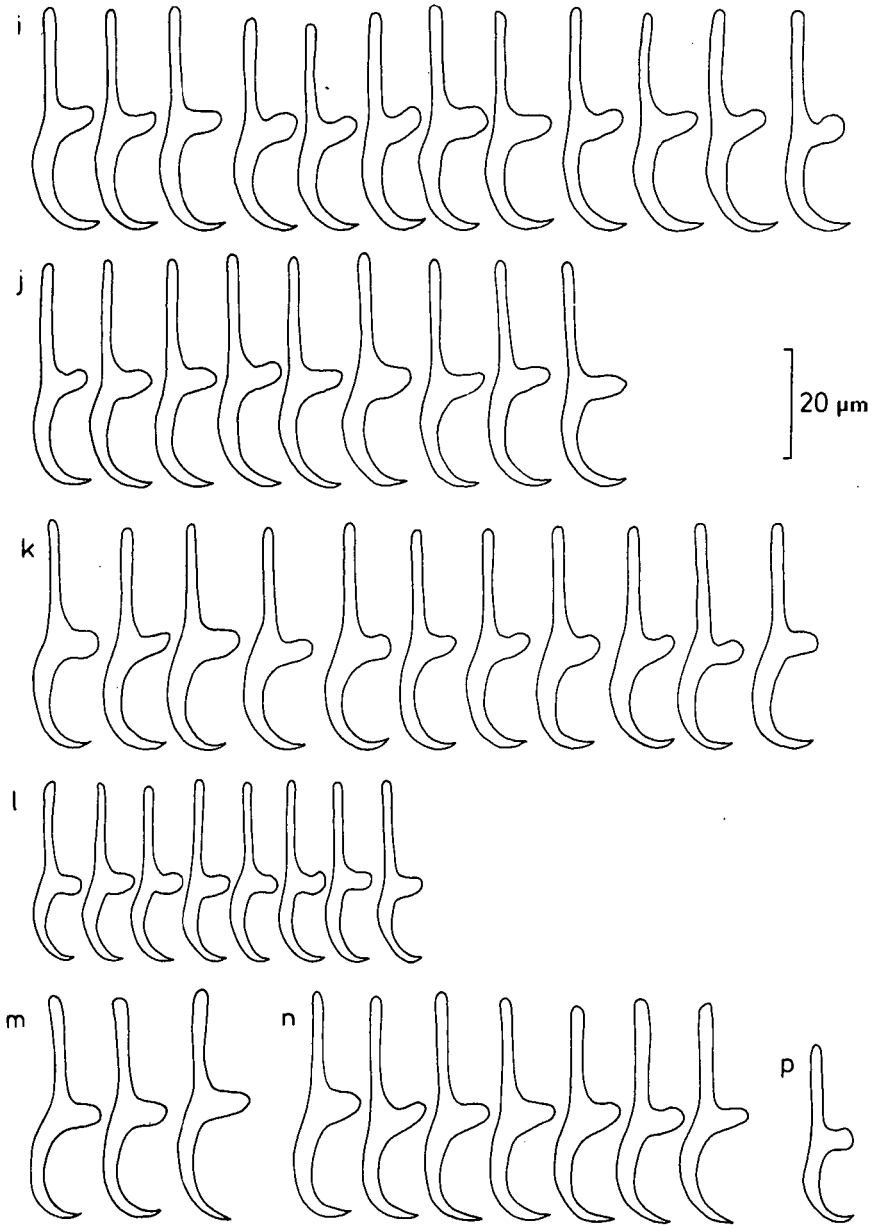


FIG. 11.

Etude comparative de la morphologie des C 1 des Polystomes:

i: *P. baeri*; j: *P. dorsalis*; k: *P. manganoti*; l: *P. perreti*; m: *P. sp.* chez *Hemisus marmoratus*;
n: *P. sp.* chez *Hyperolius guttulatus*; p: *P. batchvarovi*, RCA.

neuse. Ses C 1 ont une lame longue et effilée. Il s'agit de *P. baeri*, matériel malencontreusement figuré par MAEDER (1973) sous l'appellation *P. ebriensis*.

Mais de nombreux exemplaires d'un autre néoténique existent dans le matériel de Maeder. Ils présentent un corps fusiforme avec un hapter circulaire bien détaché du corps, où l'anastomose digestive pénètre assez profondément. Les C 1 sont à lame courte et massive (fig. 11). Les œufs sont volumineux pour le genre. Nous avons récolté plusieurs individus ayant cette morphologie. Leurs C 1 sont identiques à ceux des immatures vésicaux décrits plus haut; ils correspondent à la description de l'adulte par Dupouy.

Par conséquent, la description de Maeder est hybride, fondée pour l'illustration sur *P. baeri* et pour le texte sur plusieurs espèces: *P. baeri*, *P. grassei* et une autre espèce, que nous considérons comme *P. ebriensis* sensu stricto.

Il est intéressant de constater que les principales corrections amenées par la description du néoténique de *P. ebriensis* s. str. sont en accord avec les remarques de DUPOUY (1978): elles réduisent le dimorphisme étonnant relevé par cet auteur entre le Ver adulte camerounais et le néoténique de RCI. D'après les caractères anatomiques présentés ici, les doutes émis par Dupouy sur la validité de l'identification de son matériel à *P. ebriensis* ne sont plus fondés que sur un point: la longueur des C 1. Cette différence demande confirmation. Il faudrait préparer et mesurer les C 1 selon la méthode décrite ici pour être sûr que cette différence existe. Elle pourrait signaler un phénomène d'évolution divergente entre les *Ptychadena aequiplicata* des blocs forestiers centrafricain et ouest-africain. Cette hypothèse n'est pas écartée par les herpétologistes (PERRET 1979; comm. pers.).

***Polystoma manganoti* Gallien, 1956 (fig. 15)**

Hôte: *Ptychadena superciliaris* (Günther, 1858)

Habitat: branchies

Localité: Adiopodoumé

Matériel étudié: 2 individus, dont 1 ovigère

Fréquence: 2% (sur 120 hôtes)

Taux d'infestation: 1 parasite par têtard

Le néoténique de *P. manganoti* présente un corps massif, terminé par un hapter large et peu dégagé de la silhouette générale du corps. L'intestin s'anastomose vers le hapter en formant un U, c'est-à-dire sans se prolonger dans le hapter. Les C 1 de *P. manganoti* sont de grande taille, mais le manche est court. La lame est effilée. Leur morphologie est assez semblable à celle de *P. baeri* et *P. dorsalis* (fig. 11).

Dimensions de l'individu ovigère:

L	:	2,69
l	:	1,00
L ^h	:	0,40
l ^h	:	0,74
A	:	0
V	:	162 μm
C 1	:	40 à 43 μm (42)
L ^h /L	:	0,15
V/L	:	0,06

O : 175/125 μm
 n : 1

Discussion

Nous signalons ici pour la première fois le néoténique de *P. manganoti*. L'adulte est connu au Liberia et en RCI.

Polystoma perreti Maeder, 1973

Hôte: *Hylarana* sp.
 Habitat: branchies
 Localité: Le Banco
 Matériel étudié: 35 individus, dont 25 ovigères
 Fréquence: 14,5% (sur 243 hôtes)
 Taux d'infestation: 1 à 2 parasites par têtard

Discussion

Les exemplaires que nous avons récoltés présentent un corps trapu et un hapter très élargi, comme les spécimens décrits par MAEDER (1973). Ces caractères semblent donc spécifiques et stables. Les C 1 sont du même type que ceux de *P. baeri* ou *manganoti*, mais de taille plus faible (fig. 11). Nous renvoyons à la description originale (MAEDER 1973) pour plus amples détails sur la morphologie générale de ce néoténique et pour son illustration.

Polystoma togoensis Bourgat, 1977 (fig. 16)

Hôte: *Ptychadena mascareniensis bibroni* (Hallowell, 1844)
 Habitat: branchies
 Localités: Adiopodoumé, Sassandra
 Matériel étudié: 15 individus, dont 6 ovigères
 Fréquence: 6% (sur 230 hôtes)
 Taux d'infestation: 1 à 2 parasites par têtard

Le corps de nos spécimens est allongé, se rétrécissant dans sa partie postérieure, dégageant bien le hapter. Celui-ci est presque circulaire. L'anastomose intestinale haptoriale est importante. Les C 1 sont longs, à lame courte et massive (fig. 11).

Dimensions des individus ovigères:

L : 2,15 à 2,69 (2,48)
 l : 0,50 à 0,82 (0,70)
 L^h : 0,41 à 0,55 (0,50)
 l^h : 0,68 à 0,73 (0,71)
 A : 0
 V : 156 à 188 μm (167)
 C 1 : 38,5 à 43 μm (41)
 L^h/L: 0,20

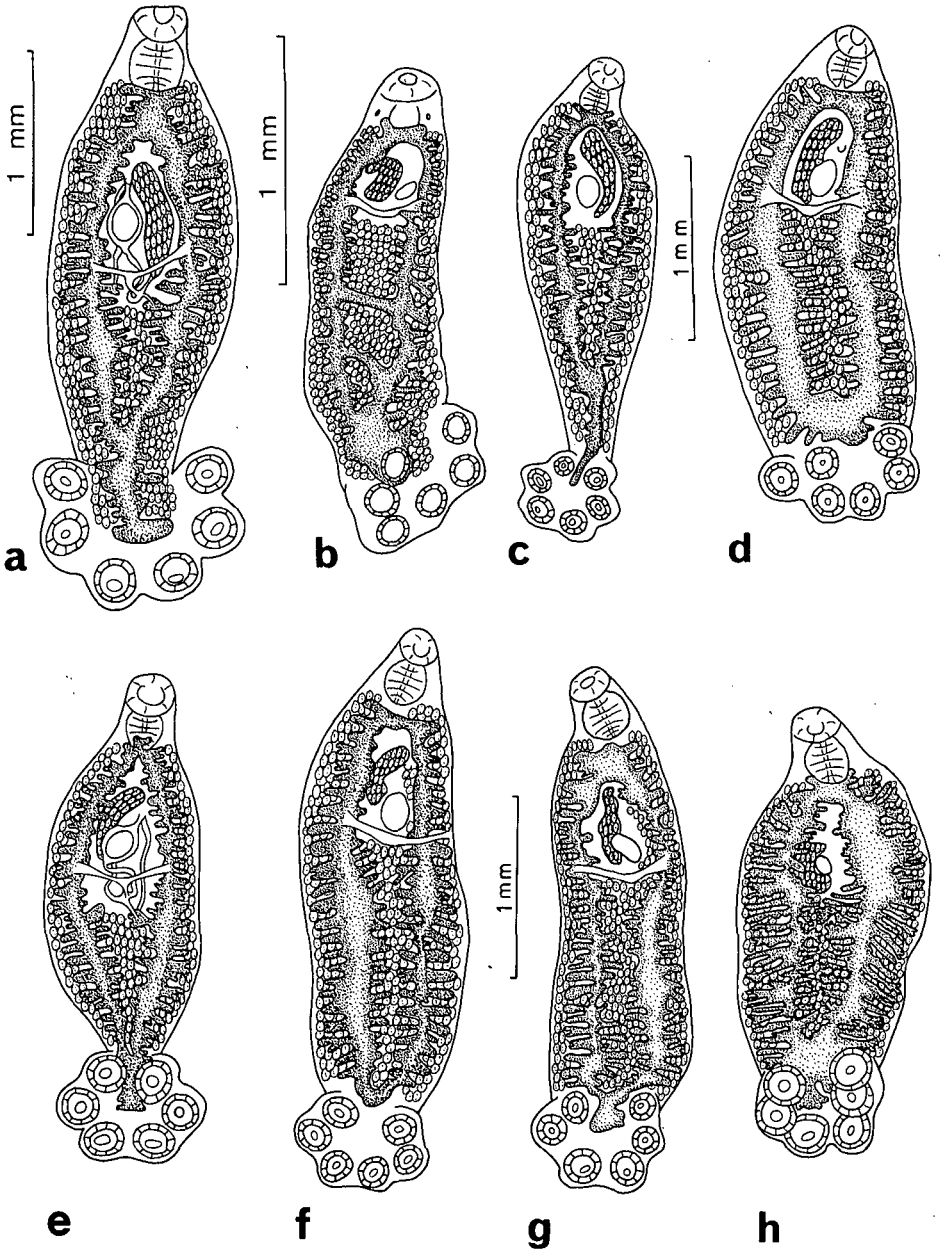


FIG. 12 à 19.

Néoténique de *Metapolystoma cachani* (a); néoténique de *Polystoma dorsalis* chez *Afrixalus dorsalis* (b); néoténique de *P. ebiensis* chez *Ptychadena aequiplicata* (c); néoténique de *P. mangenoti* (d); néoténique de *P. togoensis* (e); néoténique de *Polystoma* sp. chez *Hemisis marmoratus* (f); néoténique de *Polystoma* sp. chez *Hyperolius guttulatus* (g); néoténique de *Polystoma* sp. chez *Kassina cochranæ* (h).

V/L : 0,07
 O : 138 à 200/63 à 138 μm (163/109)
 n : 1

Discussion

Il s'agit de la première découverte de la forme branchiale de *P. togoensis*. Les adultes vésicaux, provenant de Côte-d'Ivoire, du Togo et du Cameroun, sont connus depuis peu.

On peut déjà relever ici que la morphologie de *P. togoensis* est très similaire à celle des néoténiques de *M. cachani* et *P. ebriensis*, autres parasites de *Ptychadena* dont les crochets larvaires sont à lame courte.

Polystoma sp. (fig. 17)

Hôte: *Hemisus marmoratus* (Peters, 1854)

Habitat: branchies

Localité: Sassandra

Matériel étudié: 2 individus ovigères

Fréquence: 12% (sur 17 hôtes)

Taux d'infestation: 1 parasite par têtard

Les néoténiques prélevés sur les branchies d'*Hemisus marmoratus* sont du même type que *P. manganoti*. Le corps est rectangulaire et massif, le hapter collé au reste de la silhouette. L'anastomose intestinale haptoriale forme un U. Les C 1 sont longs, à lame longue et effilée (fig. 11).

Dimensions des individus ovigères:

L : 2,69 à 3,06 (2,88)
 l : 0,95 à 1,17 (1,06)
 L^h : 0,41 à 0,49 (0,45)
 l^h : 0,74 à 0,97 (0,86)
 A : 0
 V : 170 à 187 μm (179)
 C 1 : 39 à 43 μm (41,5)
 L^h/L: 0,16
 V/L : 0,06
 O : 110/90 μm
 n : 1

Discussion

L'hôte est nouveau, mais la spécificité reconnue peu étroite chez certains néoténiques (MURITH 1979) nous incite à ne pas attribuer un nom à ce Ver pour l'instant, d'autant plus que les C 1 ne sont pas très caractéristiques.

Polystoma sp. (fig. 18)

Hôte: *Hyperolius guttulatus* Günther, 1858

Habitat: branchies

Localités: Adiopodoumé, L'Anguédédou, route de Dabou

Matériel étudié: 33 individus, dont 8 ovigères

Fréquence: 5% (sur 455 têtards)

Taux d'infestation: 1 à 9 parasites par têtard

Ces parasites présentent une silhouette compacte avec un hapter dans le prolongement direct de la masse du corps. L'anastomose intestinale haptoriale est peu développée. Les C 1 sont à lame longue (fig. 11). Ces caractéristiques font de ce matériel une espèce très proche de *P. mangenoti*.

Dimensions des individus ovigères:

L	:	2,14 à 2,87 (2,47)
l	:	0,78 à 1,00 (0,85)
L ^h	:	0,37 à 0,51 (0,46)
l ^h	:	0,71 à 0,83 (0,79)
A	:	0
V	:	170 à 204 μm (184)
C 1	:	41 à 42,5 μm (42)
L ^h /L:		0,19
V/L:		0,07
O	:	170 à 204/119 à 136 μm (182/125)
n	:	0-1

Discussion

Il s'agit peut-être du néoténique du Polystome adulte découvert au Liberia chez *Hyperolius fusciventris* par EUZET, COMBES & KNOEPFFLER (1969). En tous cas, la morphologie des C 1 exclut *Polystoma batchvarovi*, parasite d'*Hyperolius tuberculatus* en RCA et au Cameroun (fig. 11). Les C 1 des exemplaires libériens ne sont malheureusement pas assez visibles pour une comparaison utile des deux matériels. Nous renonçons donc à nommer nos parasites. Notons encore que 30 des 33 individus récoltés étaient localisés sur la branchie opposée au spiracle.

Polystoma sp. (fig. 19)

Hôte: *Kassina cochranæ* (Loveridge, 1941)

Habitat: branchies

Localité: L'Anguédédou

Matériel étudié: 7 individus, dont 5 ovigères

Fréquence: 25% (sur 8 hôtes)

Taux d'infestation: 2 à 5 parasites par têtard

Discussion

Par leur allure générale, les parasites de *K. cochranæ* sont identiques à *P. manganoti*. Les C 1 ne sont pas bien visibles et ne peuvent servir à la détermination. Nous signalons simplement la parasitose branchiale de *K. cochranæ*, sans pouvoir nommer spécifiquement le parasite.

Conclusion

Le fait que *M. cachani* possède un néoténique et qu'il soit, de plus, fort semblable à ceux de certains *Polystoma* (*P. togoensis* p. ex.) montre que la forme ovigère branchiale est plus archaïque que la forme ovigère vésicale, fruit de la récente adaptation du parasite au milieu terrestre. Le néoténique est pour nous l'adulte ancestral des Polystomes.

Les 11 espèces de néoténiques étudiées permettent de reconnaître quatre types morphologiques fondamentaux, que l'on peut caractériser par les silhouettes du corps, du système digestif et des C 1.

- 1) *P. perreti* représente un premier type: le corps se termine par un hapter très évasé; l'anastomose du tube digestif est plus large que longue; les C 1 sont petits pour le genre, à lame longue et mince.
- 2) *P. manganoti* peut être pris comme exemple du deuxième type. Le hapter est dans le prolongement direct du corps, plus large que long. Le système digestif, en forme de U dans sa partie postérieure, y pénètre peu. Les C 1 sont à lame longue et fine, de taille plus grande que ceux de *P. perreti*.
- 3) *P. grassei* est caractérisé par une morphologie qui comprend un petit hapter peu différencié du corps, des ventouses menues, un appareil digestif distal en forme de U et des C 1 de petite taille, à lame courte et massive.
- 4) *P. togoensis* est un représentant du quatrième type morphologique; le hapter est circulaire, bien distinct du reste du corps; le tube digestif se termine postérieurement en Y, la branche anastomosée étant plus longue que large; les C 1 sont de grande taille, avec une lame courte et massive.

Les corrélations entre la silhouette générale, l'aspect du tube digestif et la morphologie des C 1 des néoténiques sont constantes dans notre matériel. Elles peuvent servir à reconnaître les affinités entre les espèces et à former des groupes systématiques précis, qui se révèlent être les mêmes que ceux esquissés à l'aide de la morphologie des Vers vésicaux.

Enfin, l'observation directe des séries de C 1 montre que leur morphologie est remarquablement stable au sein d'une espèce, mais diffère sensiblement entre les espèces. Cette particularité est précieuse en taxonomie et mérite d'être étudiée d'une manière plus précise.

D. PRÉSENTATION DES CROCHETS LARVAIRES

a) Morphologie

Nous avons déjà mentionné dans de précédents travaux (MURITH *et al.* 1978, MURITH 1979) que les crochets larvaires sont des critères taxonomiques importants, car ils restent constants de la larve nageante à l'adulte. Les crochets de la paire postérieure (C 1)¹ sont les plus caractéristiques (fig. 20 a). L'analyse en série des crochets de plusieurs

¹ C 1 au lieu de CP dans un précédent travail (MURITH *et al.* 1978) nomenclature conforme à celle adoptée par ICOPA IV.

espèces, présentée précédemment, a été complétée d'une mensuration précise de chacun de ces éléments.

Les mesures proposées doivent être prises sur des éléments vus exactement de profil (fig. 20 b). Elles expriment :

- a = la longueur totale du crochet
- b = la longueur du manche
- c = la longueur de la lame mesurée à sa corde
- d = l'épaisseur de la lame à sa base
- e = la cambrure de la lame par rapport au manche

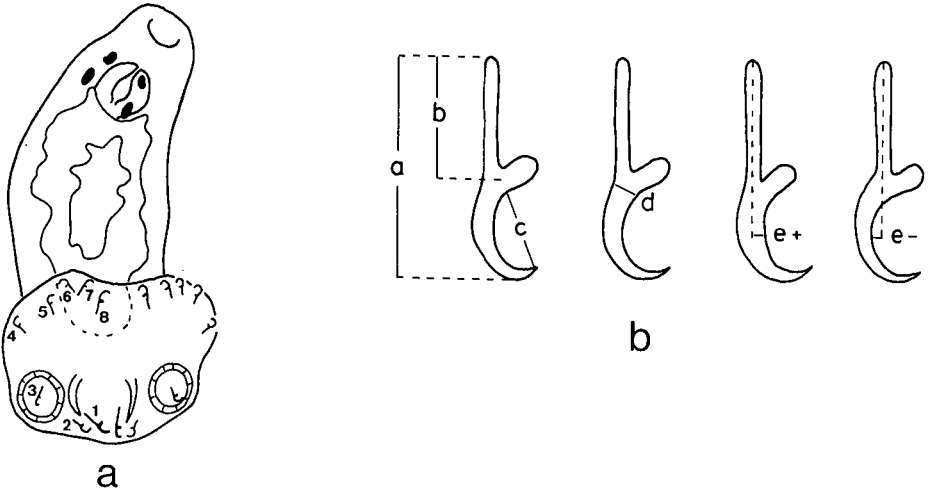


FIG. 20.

Etude de la morphologie des C 1 :

- a : numérotation des C 1 selon la convention adoptée par ICOPA IV
- b : mensuration des C 1 pour l'identification des espèces.

La série de C 1 de chaque espèce représente si possible plusieurs stades évolutifs du parasite. La moyenne calculée par série est présentée sur le tableau III. Comme pour les hamuli, les mensurations sont reportées sur des diagrammes de dispersion (fig. 21). Leur observation montre qu'un tri systématique des Polystomes est possible par l'étude de la morphologie des C 1. La plupart des espèces se distinguent par les valeurs a/b et b/c . Les rapports c/d et b/e séparent les espèces proches (*P. baeri* et *P. mangenoti*, p. ex.).

Le rapport a/b fait ressortir deux groupes d'espèces :

- un groupe où les C 1 ont une lame aussi longue que le manche (rapport $a/b \approx 2$);
- un groupe où les C 1 ont une lame courte (rapport $a/b < 2$).

Le premier groupe occupe le bas du diagramme, le second s'étend parallèlement, juste en-dessus. Dans chaque groupe, les espèces se répartissent par les dimensions

globales des C 1, mais sans que la valeur du rapport a/b change. C'est ce qui nous fait conclure que ces groupes de C 1 correspondent à deux véritables types morphologiques.

Le premier groupe comprend *Polystoma baeri*, *P. dorsalis*, *P. manganoti*, *P. perreti* et *P. ragnari*. Les espèces récoltées sur les têtards d'*Hemisus marmoratus*, d'*Hyperolius guttulatus* et de *Kassina cochranæ* font également partie de ce groupe. Le second groupe réunit les espèces suivantes: *Metapolystoma cachani*, *P. ebriensis*, *P. grassei*, *P. prudhoei*¹ et *P. togoensis*.

TABLEAU III

Valeurs moyennes (en μm) des mensurations des C 1
reportées sur les diagrammes de la figure 21

Liste des Polystomes	Mensurations des C 1 (voir fig. 20 b)				
	a	b	c	d	e
<i>Metapolystoma cachani</i>	40	24	12	4	+1
<i>Polystoma baeri</i>	41	22	16	4	+0,5
<i>P. batchvarovi</i>	33	17	12,5	3	0
<i>P. dorsalis</i>	42	23	16	3,5	0
<i>P. ebriensis</i>	43	26	13	5	0
<i>P. grassei</i>	28	17	8	3,5	+0,7
<i>P. manganoti</i>	42	23	16	4	-0,7
<i>P. perreti</i>	34	19	12	2,7	0
<i>P. prudhoei</i>	43	29	11	4,5	-0,5
<i>P. sp. d'Hemisus marmoratus</i>	42	23	16	4	-2
<i>P. sp. d'Hyperolius guttulatus</i>	42	23	16	4	-1,5
<i>P. togoensis</i>	40	26	11	6	+0,5

b) Variation géographique

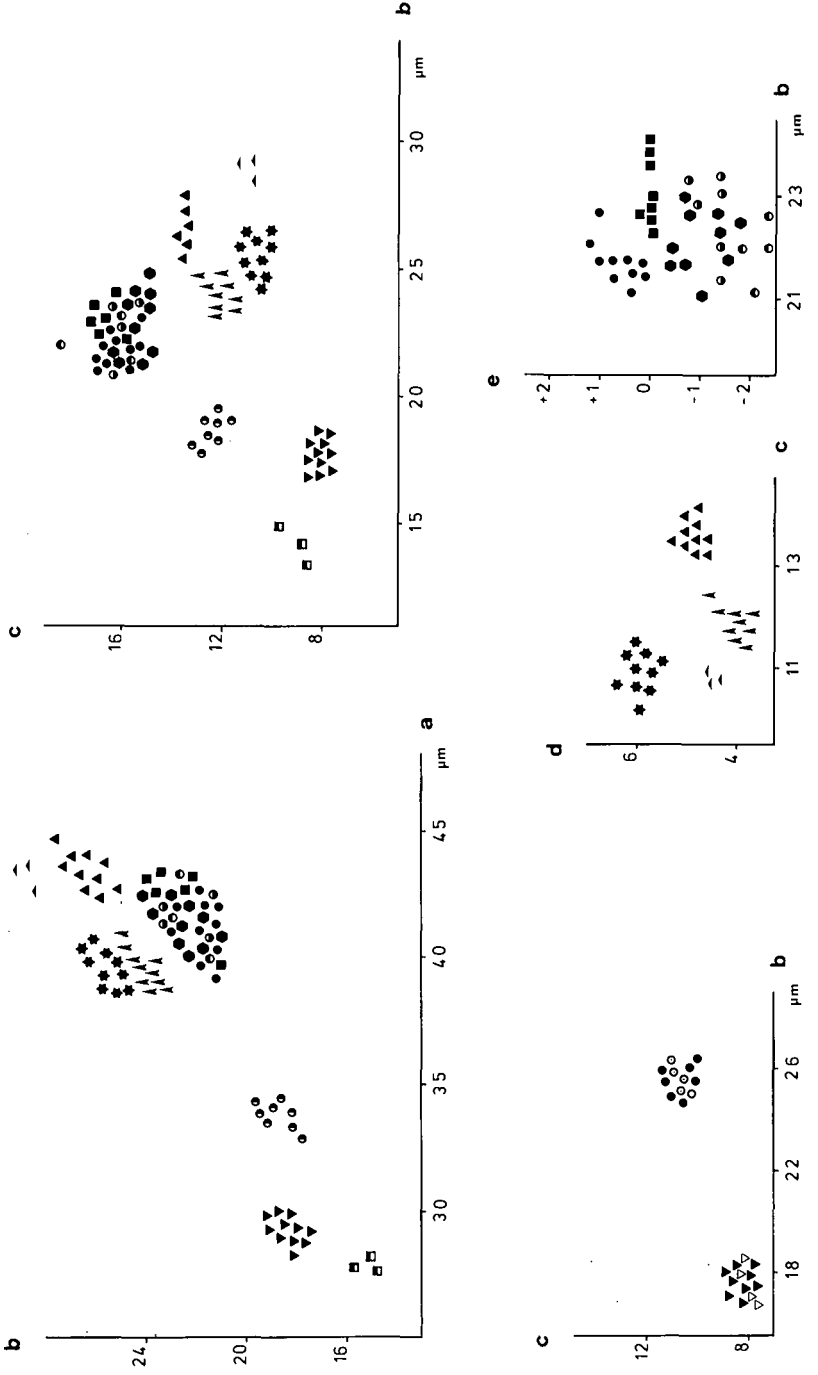
Nous avons vu plus haut qu'une vaste distribution géographique pouvait induire une variation morphologique intraspécifique des hamuli, spécialement chez les Polystomes d'hôtes arboricoles (fig. 10).

Reprenant le même matériel (*P. grassei* et *P. togoensis*), on constate que les C 1 ne subissent pas cette influence du milieu extérieur (fig. 22). Il est ainsi démontré que les caractères adultes ont une valeur adaptative très marquée et que les éléments larvaires sont de meilleurs critères taxonomiques spécifiques.

Conclusion

Après l'étude en série de la morphologie des adultes et des hamuli, des néoténiques et des C 1, il apparaît clairement que ce dernier élément est le plus utile pour distinguer les espèces africaines. La silhouette intestinale et la morphologie des hamuli sont des critères importants, mais les variations qui se rencontrent au sein d'une même espèce

¹ Matériel provenant d'une seule capture de 2 larves.



diminuent leur valeur taxonomique. *Polystoma baeri* et *P. togoensis* p. ex., présentent des dispositions intestinales semblables si l'on compare les individus marginaux de chaque espèce. De plus, leurs hamuli se confondent sur les diagrammes de dispersion (fig. 8). Par contre, grâce aux C 1, on peut séparer ce matériel sans équivoque (fig. 21).

La description des néoténiques a montré que les espèces réunies dans nos collections ne forment pas un matériel homogène. Elles appartiennent à quatre types morphologiques distincts. Or, cette classification est confirmée par l'étude des C 1. De plus, l'examen des adultes vésicaux montre qu'un même tri peut s'effectuer :

- chez les Polystomes adultes, certains Vers ont un système digestif très ramifié, ayant parfois l'allure d'un véritable réseau. D'autres, au contraire, ont un intestin simple, qui peut se réduire à deux branches longitudinales plus ou moins volumineuses;
- chez les néoténiques, on rencontre une forme où le hapter est court et large et où l'anastomose intestinale distale dessine un U, et une autre forme où le hapter est circulaire, bien dégagé du corps, et où l'anastomose intestinale s'allonge en Y dans le hapter.

Dans notre matériel, les espèces qui appartiennent au premier type morphologique par les Vers vésicaux sont également du premier type par les néoténiques. Les autres sont du deuxième type à la fois par la forme vésicale et par la forme branchiale. Or, il est intéressant de noter que les deux types morphologiques de C 1 décrits plus haut ($a/b \approx 2$ ou $a/b < 2$) sont en accord avec les différences vues dans l'anatomie générale. Les corrélations sont les suivantes :

FIG. 21.

(en haut et en bas à droite).

Diagrammes de dispersion des mesures a, b, c, d et e des C 1 des Polystomes de RCI.

- | | |
|-----------------------|--|
| ▲ <i>M. cachani</i> | ● <i>P. perreti</i> |
| ● <i>P. baeri</i> | ▲ <i>P. prudhoei</i> |
| ■ <i>P. dorsalis</i> | ■ <i>P. ragnari</i> |
| ▲ <i>P. ebriensis</i> | ● <i>P. sp. chez Hemisus marmoratus</i> |
| ▼ <i>P. grassei</i> | ● <i>P. sp. chez Hyperolius guttulatus</i> |
| ● <i>P. mangeloti</i> | ★ <i>P. togoensis</i> |

FIG. 22.

(en bas à gauche).

Diagramme de dispersion des mesures b et c des C 1 des Polystomes de RCI, du Togo et du Cameroun :

- | | |
|--------------------------------|----------------------------------|
| ▼ <i>P. grassei</i> , RCI | ● <i>P. togoensis</i> , RCI |
| ▽ <i>P. grassei</i> , Cameroun | ◎ <i>P. togoensis</i> , Togo |
| | ○ <i>P. togoensis</i> , Cameroun |

- les Polystomes à intestin réticulé chez l'adulte possèdent des C 1 à lame longue ($a/b \approx 2$);
- les Polystomes à intestin simple chez l'adulte possèdent des C 1 à lame courte ($a/b < 2$).

La répétition de ces scissions dans le matériel prouve la valeur phylogénique de la morphologie des C 1. En effet, les deux groupes d'espèces que nous avons mis en évidence par ce critère se trouvent reformés à l'appui d'autres éléments anatomiques. Dès lors, chaque groupe correspond, à notre avis, à une branche évolutive chez les Polystomes.

Les C 1 ont en outre l'avantage d'être présents à tous les stades de développement du Ver. Ils permettent de déterminer dorénavant aussi bien les formes juvéniles que les individus ovigères. Une application intéressante de cet apport est que, lors des infestations expérimentales, la connaissance des résultats est immédiate. Il n'est pas indispensable d'attendre la maturation des Vers pour contrôler les succès des manipulations.

E. PRÉSENTATION DES LARVES A CROISSANCE LENTE

La croissance du Ver adulte, c'est-à-dire à option vésicale, débute sur les branchies, mais d'une façon très ralentie par rapport à celle des néoténiques. La taille de la larve varie peu jusqu'au moment de la migration dans la vessie. Seul le haptéur se transforme d'une manière évidente pendant le séjour branchial. Les ventouses se forment par paire, d'arrière en avant et les hamuli croissent rapidement. La lame se forme d'abord, puis le manche et la garde. L'évolution se fait parallèlement à la formation des ventouses. Elle caractérise l'âge de la larve. Nos récoltes comprennent quatre espèces de larves à croissance lente.

- 2 espèces sont retrouvées: *P. mangenoti* et *P. perreti*. Elles sont décrites dans le travail de MAEDER (1973).
- 2 espèces sont nouvelles: *M. cachani* et *P. togoensis*. Nous nous contentons pour l'instant de signaler simplement leur présence en Côte-d'Ivoire, car leur croissance et leur maturation seront décrites dans un prochain article, consacré à la biologie du développement des Polystomes ivoiriens.

F. PRÉSENTATION DES LARVES NAGEANTES

Les larves nageantes d'une espèce de *Metapolystoma* et de 8 espèces de *Polystoma* ont été étudiées. Nous en rappelons la morphologie générale, puis nous présentons la répartition des cellules ciliées et la chétotaxie. Aucune différence notable n'a pu être mise en évidence entre les larves issues de Vers vésicaux ou de néoténiques; nos résultats tiennent compte des larves des deux provenances.

a) Morphologie générale

Les larves présentent toutes la même silhouette (fig. 20), avec une région antérieure arrondie et un haptéur plus ou moins circulaire. La bouche est subterminale et ventrale. Dans la région antérodorsale, au premier tiers du corps environ, deux paires de taches oculaires sont reconnaissables.

Le tableau IV résume les principales mesures effectuées sur une dizaine de larves de chaque espèce. Il s'agit des valeurs maximales, minimales et moyennes. Seules les espèces non décrites par MAEDER (1973) sont mentionnées.

TABLEAU IV

Dimensions des larves nageantes, en µm

Espèces	L	l	L ^h	l ^h
<i>M. cachani</i>	257-405 (319)	143-238 (192)	78-108 (93)	132-186 (155)
<i>P. baeri</i>	297-351 (347)	127-208 (162)	89-127 (100)	122-181 (149)
<i>P. manganoti</i>	216-419 (322)	89-224 (141)	68-135 (99)	89-208 (132)
<i>P. togoensis</i>	351-459 (405)	154-208 (181)	108-122 (115)	151-181 (166)
<i>Polystoma sp.</i> d' <i>Hyperolius</i> <i>guttulatus</i>	254-508 (381)	84-197 (141)	59-170 (115)	89-206 (148)

b) Cellules ciliées

Les larves de *M. cachani*, *P. baeri* et *P. manganoti* n'étaient pas encore connues, ni celles des parasites récoltés chez les têtards d'*Hyperolius guttulatus*, que nous présentons également bien que ce matériel ne soit pas encore déterminé. L'étude des cellules ciliées et des sensilles a été faite après l'imprégnation des larves au nitrate d'argent (cf. matériel et méthodes).

Il a été démontré que les cellules ciliées sont en nombre variable suivant les genres de Polystomatidae (COMBES *et al.* 1978). Cependant, les genres *Polystoma* et *Eupolystoma* ont toujours fourni des larves pourvues de 55 cellules ciliées. Nos observations concordent avec ces faits, tant pour le genre *Polystoma* que pour *Metapolystoma cachani* (fig. 23).

Les cellules ciliées se répartissent de la façon suivante (selon la description proposée par COMBES 1968):

- groupe apical: 1 cellule
- groupe céphalique: dorsalement, 1 puis 2 cellules
ventralement, 4, 2 puis 3 cellules
- groupe médio-antérieur: ventralement, 3 cellules
- groupe médio-postérieur: dorsalement, 3 cellules
ventralement, 3 cellules
- groupe haptorial: 6 cellules

Le rapprochement en anneau des cellules ventrales des groupes céphalique et médio-antérieur signalé chez *E. alluaudi* (COMBES *et al.* 1978) n'est pas aussi évident chez nos Polystomes, mais la cellule extérieure du groupe médio-antérieur est souvent légèrement déplacée vers le groupe céphalique. Cette disposition serait caractéristique du matériel africain.

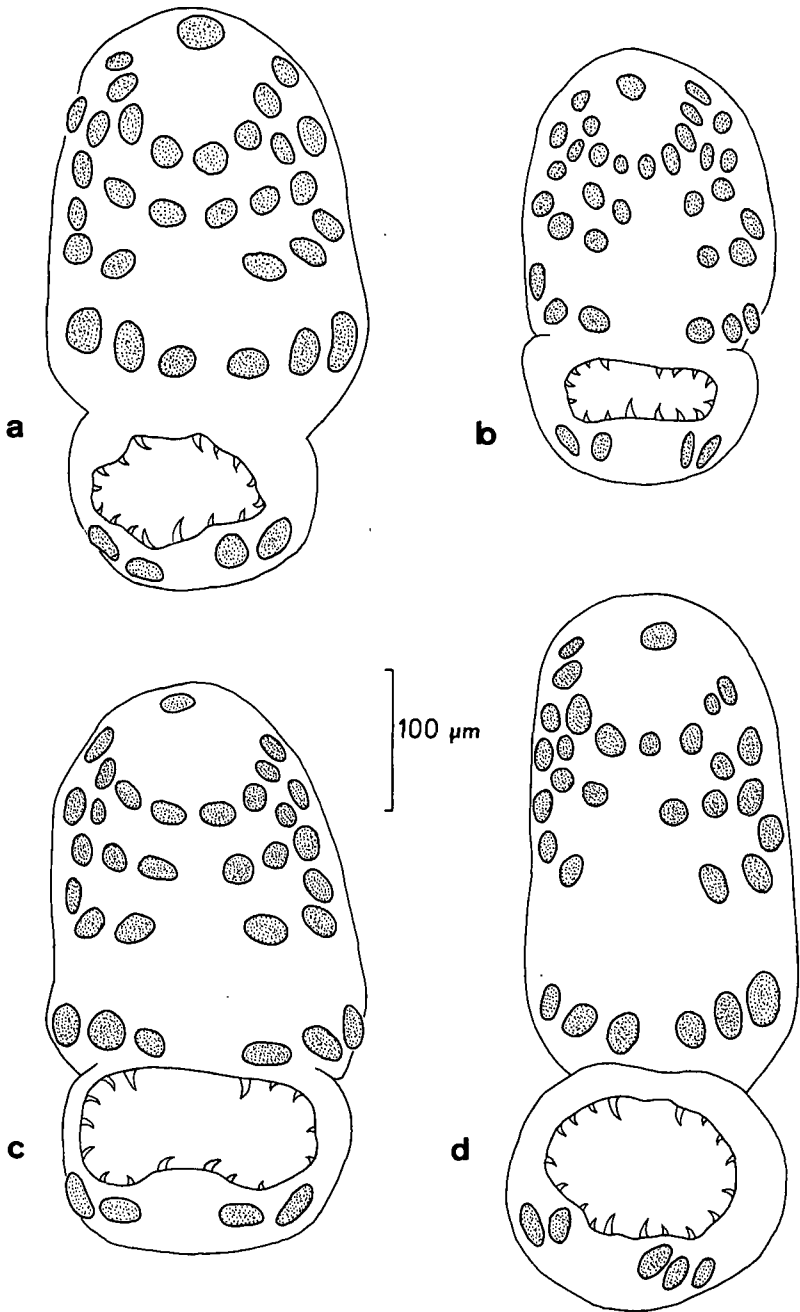


FIG. 23.

Répartition des cellules ciliées chez les larves de Polystomes:

a: *M. cachani*

c: *P. manganoti*

b: *P. baeri*

d: *P. sp.* chez *Hyperolius guttulatus*

c) Chétotaxie

Les larves nageantes de quatre espèces ont été imprégnées au nitrate d'argent pour étudier la répartition des terminaisons sensorielles à la surface du corps (chétotaxie). Les quatre espèces concernées sont *Metapolystoma cachani*, *Polystoma baeri*, *P. mangeloti* et *Polystoma sp.*, découverte sur les branchies des têtards d'*Hyperolius guttulatus*. Le matériel à disposition est peu abondant, mais une quinzaine de larves au moins ont servi pour chaque espèce.

D'après le schéma proposé par COMBES & LAMBERT (1975) pour les Polystomes européens, nos larves se définissent comme suit:

P. baeri, *P. mangeloti*, *P. sp.* chez *Hyperolius guttulatus*

1. Zone céphalique (fig. 24 a, b et c)

— groupe apical: 8 sensilles, comme chez *P. integerrimum*, avec un débordement sur la face dorsale.

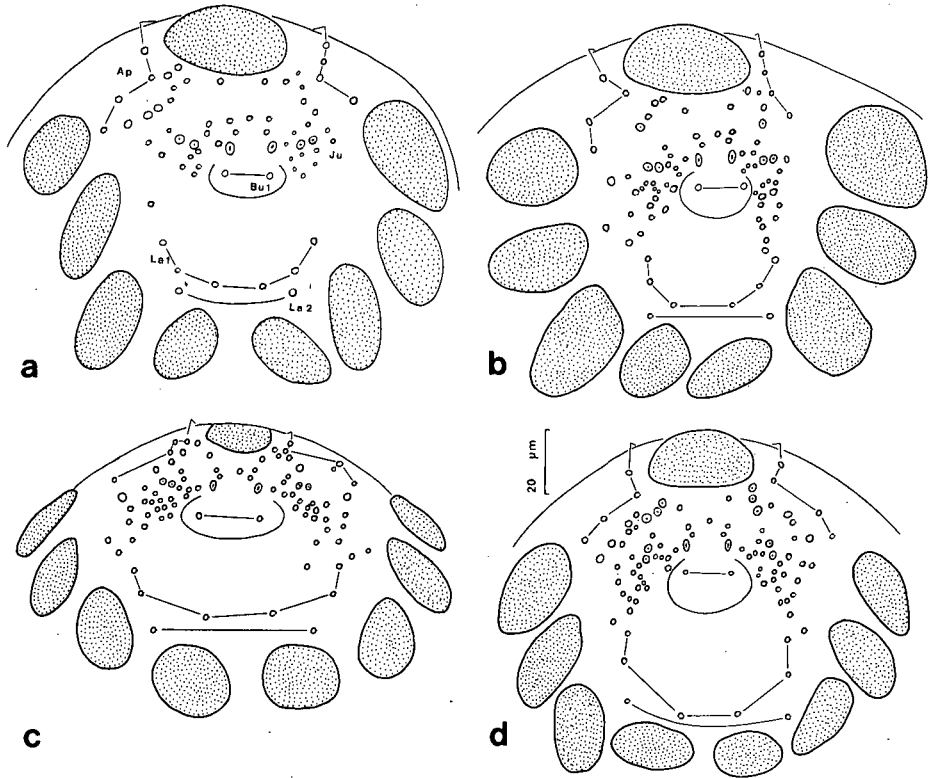


FIG. 24.

Chétotaxie de la zone céphalique des larves nageantes de *Polystoma baeri* (a), *P. mangeloti* (b), *Polystoma sp.* chez *Hyperolius guttulatus* (c) et *Metapolystoma cachani* (d).

- groupe jugal de n sensilles, dont la disposition rappelle celle de *P. gallieni*, avec une sensille plus grosse juste au-dessus de l'orifice buccal et deux grosses sensilles périphériques, à la même latitude. Entre la bouche et l'apex, 3 sensilles s'échelonnent vis-à-vis de leur symétrie, encadrant une sensille centrale impaire.
- cycle buccal d'une sensille Bu 1.
- cycles labiaux de 3, puis 1 sensille, comme chez les Polystomes européens.

2. Zone troncale (fig. 25 a, b et c)

- Tr 1: 1 sensille dorsale, 2 latérales, 1 ventrale
- Tr 2: 3 D
- Tr 3: 2 D
- Tr 4: 2 D
- Tr 5: 2 D, 2 L
- Tr 6: —, 1 L, 1 V
- Tr 7: 1 D, 2 L, 1 V
- Tr 8: 1 D
- Tr 9: 2 D

La différence par rapport aux Polystomes européens est l'apparition d'une Tr 7 D et d'une deuxième Tr 9 D. Ces deux sensilles sont notées en Tr 8D et Tr 9D chez *P. africanum* (SALAMI-CADOUX, 1978).

3. Zone haptorale (fig. 25 a, b, et c)

- 2 Ha 1; 2 × 2 Ha 2; 3 Ha 3 et 2 Ha 4.

L'originalité de ce groupement par rapport au matériel européen est le cycle Ha 4, signalé également chez *P. africanum*.

Metapolystoma cachani

1. Zone céhalique (fig. 24 d)

- groupe apical de 8 sensilles, dont certaines sont dorsales.
- groupe jugal de n sensilles, présentant la même disposition que les Polystomes européens, plus un groupe de trois gros éléments juste en-dessous de la cellule ciliée apicale, comme chez *Eupolystoma alluaudi* (COMBES *et al.*, 1978).
- cycle buccal: Bu 1 d'une sensille
- cycles labiaux: 2 La 1 V, 1 La 1 L, 1 La 2 V

2. Zone troncale (fig. 26 b)

- Tr 1: 1 D, 2 L, 1 V
- Tr 2: 3 D
- Tr 3: 2 D
- Tr 4: 2 D
- Tr 5: 2 D, 2 L

Tr 6: —, 1 L, 1 V
 Tr 7: —, 2 L, 1 V
 Tr 8: 1 D
 Tr 9: 1 D

Cette zone ne présente pas de différence par rapport aux Polystomes européens.

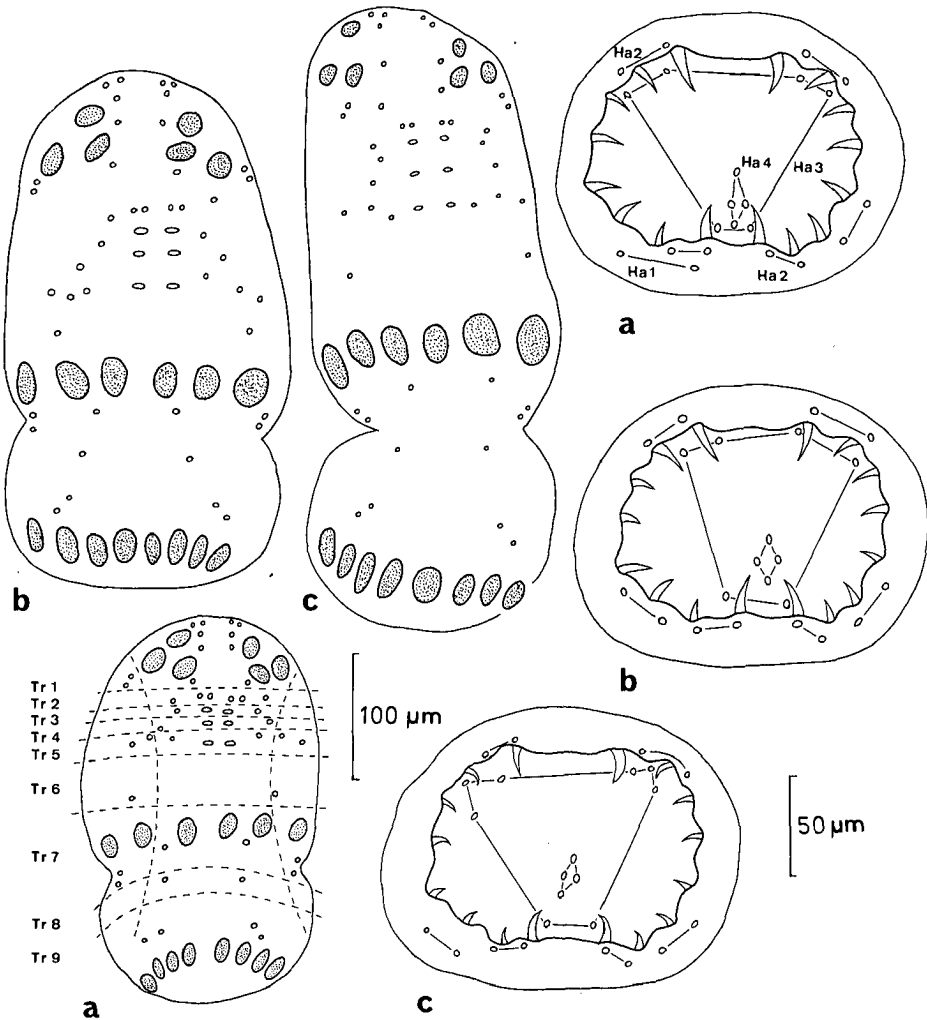


FIG. 25.

Chétotaxie des régions dorsale et haptoriale des larves nageantes de *Polystoma baeri* (a), *P. manganoti* (b) et *Polystoma sp.* chez *Hyperolius guttulatus* (c).

3. Zone haptoriale (fig. 26 a)

2 Ha 1; 2 × 2 Ha 2; 2 ou 3 Ha 3.

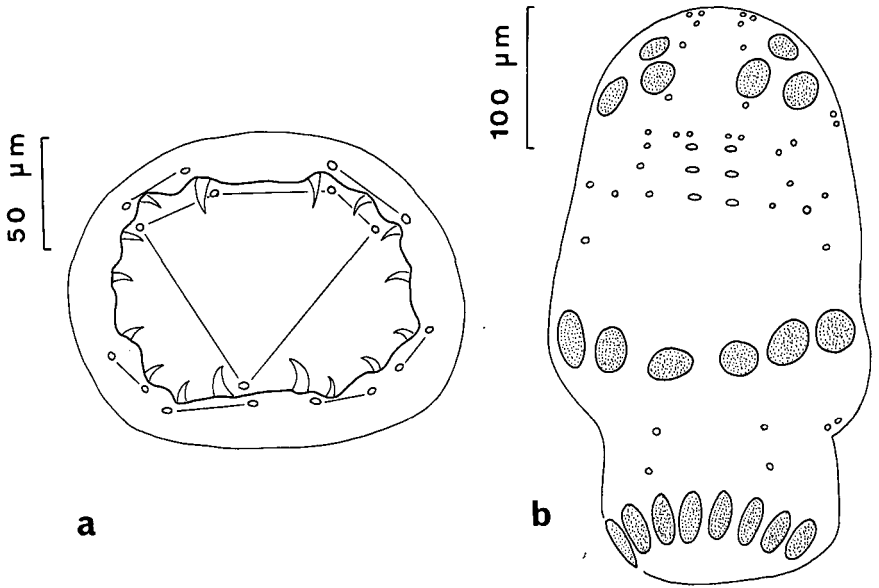
Cette répartition est la même que chez *P. gallieni*, *P. pelobatis* et *E. alluaudi*.

FIG. 26 a et b.

Chétotaxie des régions haptoriale (a) et dorsale (b) des larves nageantes de *Metapolystoma cachani*.

Conclusion

Deux schémas de répartition sensorielle sont présents dans notre matériel: l'un chez les trois *Polystoma*, l'autre chez *Metapolystoma cachani*. En se référant aux dernières données de la littérature sur les *Polystomes* africains, on remarque que la première disposition est celle décrite par SALAMI-CADOUX (1978) d'après les larves de *P. africanum* du Togo et que la deuxième est celle de *Metapolystoma brygoonis* de Madagascar (LAMBERT & BOURGAT 1978).

Après un nouvel examen des collections de MAEDER (matériel décrit en 1973), nous voyons que toutes les espèces ivoiriennes dont la chétotaxie a été étudiée se rapportent à ces deux schémas:

- 1) *P. africanum*, *P. baeri*, *P. dorsalis*, *P. manganoti* et *P. sp.* (parasite des têtards d'*Hyporhynchus guttulatus*) ont une même chétotaxie¹.

¹ La larve représentée dans le travail de MAEDER (1973) n'appartient pas à l'espèce *ebriensis*.

2) *M. cachani* et *P. grassei* présentent un même schéma de répartition de sensilles.

On se souvient que ces mêmes parentés ont été mises en évidence par la morphologie des adultes, des néoténiques et surtout des C 1. La chétotaxie des larves nageantes vient confirmer la valeur systématique de la morphologie des C 1.

En étendant notre étude à l'ensemble des espèces africaines dont la chétotaxie est connue, nos conclusions deviennent les suivantes :

— *P. africanum* possède une répartition sensorielle que nous considérons comme la plus complète pour les Polystomes africains. Les caractères marquants en sont la zone jugale peu structurée, la présence de quatre sensilles dorsales postérieures (Tr 7, 8 et 2×9 ou $2 \times$ Tr 8 et $2 \times$ Tr 9), un cycle Ha 3 de 3 à 4 sensilles et le cycle Ha 4. Le nombre total de sensilles est donc important pour le genre. C'est à notre avis un signe d'ancienneté. Les espèces évoluées ont une chétotaxie numériquement simplifiée. Chez *P. africanum*, seule la présence d'un cycle buccal unique montre un début d'évolution.

— Certains *Polystoma* et les *Metapolystoma* présentent une chétotaxie appauvrie, qui se définit comme suit : un cycle buccal unique, une répartition jugale bien ordonnée, deux sensilles dorsales postérieures, un cycle Ha 3 réduit et pas de cycle Ha 4. On voit que les remaniements sensoriels vont dans le sens d'une simplification, que nous qualifions d'évolutive.

D'autre part, ces transformations ont eu lieu dans les zones céphalique et haptoriale. Or, les sensilles de ces régions sont connues pour avoir une répartition stable au sein d'un même genre (RICHARD 1977). La chétotaxie montre qu'un groupe de *Polystoma* présente plus d'affinités avec *Metapolystoma* qu'avec les autres *Polystoma*.

— *Eupolystoma alluaudi*, qui ne fait pas partie de notre collection, mais que nous comparons d'après la bibliographie (COMBES *et al.* 1978), possède un système chétotaxique complexe : les zones jugale et haptoriale sont du style *Metapolystoma cachani*. Mais la présence d'un deuxième cycle buccal et de 5 sensilles supplémentaires dans la zone médiane dorsale rappelle la chétotaxie de *P. integerrimum*. A notre avis, ces sensilles sont archaïques et montrent qu'*Eupolystoma* est un genre très ancien. Les zones sensillaires simplifiées sont caractéristiques de l'évolution suivie par *Eupolystoma*. C'est donc un phénomène d'évolution parallèle qui a rapproché les genres *Metapolystoma* et *Eupolystoma*.

IV. CONCLUSION GÉNÉRALE

La phylogénie des Polystomes et les parentés qui unissent les espèces sont encore peu connues. Les critères taxonomiques adultes (silhouette du tube digestif, rapport de longueur haptéur/corps, morphologie des hamuli) sont sujets à de trop grandes variations intraspécifiques pour permettre une étude généalogique précise.

Notre apport consiste en l'exploitation systématique des stades larvaires et spécialement de la morphologie des C 1 et de la chétotaxie.

La silhouette des C 1 est d'une stabilité remarquable au sein de chaque espèce. Les progrès réalisés dans la distinction du matériel se remarquent en comparant les figures 8 et 21. Le diagramme des valeurs a/b des C 1 permet non seulement d'identifier la plupart des espèces, mais également de les séparer en deux groupes homogènes suivant la valeur de ce rapport. On voit en effet qu'elles forment deux lignes obliques parallèles. La pre-

mière réunit les espèces dont les C 1 ont un rapport a/b ≈ 2 . La seconde comprend celles où le rapport a/b < 2 . La répartition au sein de chaque lignée se fait uniquement en fonction de la taille des C 1.

Tous les C 1 étudiés dans ce travail se rapportent à un des deux schémas morphologiques mis en évidence sur le diagramme. Nous en concluons que deux groupes d'espèces existent chez les Polystomes et qu'ils se distinguent par les C 1.

Selon cette hypothèse, nous avons étendu la démonstration à l'ensemble des Polystomes africains dont les C 1 ont pu être examinés (fig. 27).

Le regroupement des espèces devient le suivant:

Groupe 1: espèces où la valeur a/b des C 1 ≈ 2

<i>Polystoma africanum</i> ¹	<i>P. ivindoi</i>
<i>P. baeri</i>	<i>P. llewellyni</i>
<i>P. batchvarovi</i>	<i>P. manganoti</i>
<i>P. dorsalis</i>	<i>P. perreti</i>
<i>P. galamensis</i>	<i>P. ragnari</i>
<i>P. gabonensis</i>	+ quelques <i>P. sp.</i> non déterminés

Groupe 2: espèces où la valeur a/b des C 1 < 2

<i>M. cachani</i>	<i>P. pricei</i>
<i>P. ebriensis</i>	<i>P. prudhoei</i>
<i>P. grassei</i>	<i>P. togoensis</i>

Plusieurs particularités morphologiques relient les représentants d'un même groupe. Ce sont: la silhouette du tube digestif chez l'adulte, la morphologie du néoténique, celle des C 1 et la répartition des sensilles.

Ces corrélations morphologiques adulte-néoténique-larve sont résumées sur le tableau V, dont l'examen amène plusieurs remarques.

1. La dernière forme vésicale dessinée représente *Metapolystoma brygoonis*; nous l'incorporons au deuxième groupe, bien que ni le néoténique ni les C 1 ne soient connus. En effet, l'adulte et la chétotaxie de la larve autorisent à penser que le néoténique et les C 1 seront du type *P. togoensis*.

Une semblable extrapolation a été faite pour *P. ebriensis*. D'après les C 1 et le néoténique redécrits, nous imaginions un adulte du type *P. togoensis*. Or, la forme vésicale découverte récemment au Cameroun (DUPOUY 1978) correspond parfaitement à notre attente.










Par ailleurs, les néoténiques encore inconnus de *P. prudhoei* et *pricei* seront sans doute pareils à ceux des autres membres du groupe.

2. Un problème est posé par la présence de *P. africanum* chez *Bufo regularis* et chez *Ptychadena mascareniensis* en Afrique de l'Est. *Polystoma aethiopiense*, *P. pricei* et *P. togoensis*, tous trois récoltés chez *P. mascareniensis*, sont proches parents si l'on considère la silhouette du tube digestif des adultes. D'après nos travaux, on peut penser que cette parenté se retrouvera au niveau des C 1 (vérifiée d'ailleurs dans les cas de *P. pricei* et *P. togoensis*).

¹ Nous ne tenons compte que des parasites provenant de *Bufo regularis*.

TABLEAU V

Données actuelles qui différencient les *Polystomes* africains des groupes I et II :
 l'emplacement de l'ovaire et la silhouette intestinale chez les adultes ;
 les sensilles dorso-postérieures et haptoriales-4 chez les larves nageantes ;
 le niveau d'insertion de la garde des C 1.

	Groupe 1 <i>Polystoma</i>	Groupe 2 <i>Polystoma</i> <i>Metapolystoma</i>	
Adultes			
Néoténiques			
Sensilles			
Crochets			

D'autres parasites ont été récoltés chez *P. mascareniensis*. Ils proviennent d'Ouganda et sont décrits sous le nom de *P. africanum* par TINSLEY (1974). Or, ces Vers se rapportent de toute évidence à une des trois espèces citées plus haut. Le plus logique, d'après la distribution géographique, est de rattacher ces exemplaires à *P. pricei*, dont le type provient du Zaïre. Ce qui importe, c'est que les parasites ougandais de *P. mascareniensis* ne sont pas identiques à *P. africanum* de *Bufo regularis*. Ce *Polystome* devient par conséquent un parasite monospécifique de *B. regularis*.

3. On a souvent parlé d'un « groupe *africanum* » chez les Polystomes africains. Ce groupe, récemment recensé par COMBES (1976), mérite sa place dans la famille des Polystomatidae. Cependant, il nécessite une révision de sa composition, après les nouvelles données taxonomiques apportées par ce travail. Nous pensons que seules les espèces du groupe 1 sont à intégrer dans le « groupe *africanum* », dont le statut se précise, basé sur la constance des critères larvaires, néoténiques et adultes. Le « groupe *africanum* » sensu stricto se compose dès lors de *P. africanum*, *P. baeri*, *P. dorsalis*, *P. galamensis*, *P. gabonensis*, *P. llewellyni* et *P. mangenoti*. Les espèces *P. batchvarovi*, *ivindoi*, *perreti* et *ragnari* lui sont proches parentes. Par symétrie, les espèces du groupe 2 peuvent être déterminées comme formant le « groupe *togoensis* ». L'espèce *P. togoensis* conjugue par sa morphologie et sa biologie l'option évolutive de tout le groupe 2. Les espèces à C 1 longs forment le groupe au sens strict, celles à C 1 courts sont parentes.

4. Dans le premier groupe, les espèces sont stables et toutes se rapportent encore à un seul schéma d'adulte. Dans le deuxième groupe, trois morphologies d'adultes se rattachent à un seul schéma larvaire. Cette diversité dans la morphologie des adultes pourrait être un exemple de radiation adaptative.

Les adultes vésicaux du groupe 2 présentent des caractères morphologiques communs, induits par le milieu extérieur. La lente migration de l'ovaire vers la partie postérieure du corps, ébauchée chez *P. togoensis* et terminée chez *M. brygoonis*, ainsi que l'élimination du système digestif axial en faveur d'un système reproducteur ovovipare, sont des adaptations à des milieux plutôt secs. C'est parmi les représentants du groupe 2 que l'on trouve également les cycles internes de reproduction les plus fréquents et les plus productifs.

Ainsi, la formation de deux branches chez les Polystomatidae est peut-être liée au fait qu'un groupe d'hôtes a soudain conquis un biotope plus sec.

5. La différenciation des Polystomes au sein de chaque groupe aurait été synchrone de celle des hôtes. Cette évolution gigogne hôte-parasite expliquerait l'étroite spécificité des Polystomes.

6. La biologie des Amphibiens serait à l'origine de la différence d'individualisation des espèces entre les groupes 1 et 2.

Dans le premier groupe, les hôtes sont essentiellement aquatiques et grégaires. Ceci ne favorise évidemment pas une forte spéciation. Dans le second groupe, les Amphibiens se sont rendus indépendants de l'eau. La morphologie des Vers vésicaux révèle une adaptation rapide. L'idée d'un impact très positif d'un milieu sec sur la différenciation des espèces est corroborée par deux phénomènes: Non seulement les parasites du groupe 2 sont plus individualisés que ceux du groupe 1 (en prenant comme référence la morphologie des C 1, p. ex.), mais la plasticité morphologique adaptative est nettement supérieure chez les formes vésicales que chez les branchiales. A des critères taxonomiques larvaires communs, ou très voisins, correspondent des morphologies adultes aussi différentes d'aspect que celles de *P. togoensis* et *M. cachani* !

Eupolystoma alluaudi fournit également un exemple d'une rapide adaptation de la forme vésicale, qui laisse les stades larvaires inchangés. La chétotaxie de la larve nageante présente des caractères archaïques, qui rapprochent l'espèce des *Polystoma* primitifs (*P. integerrimum*, p. ex.). La morphologie de l'adulte représente, par contre, un des cas d'évolution adaptative les plus marqués chez les Polystomes africains.

7. Les variations intraspécifiques de la silhouette intestinale démontrent le dynamisme évolutif actuel des formes vésicales. Chez la plupart des espèces étudiées, les individus ont un tube digestif plus ou moins complexe. Une des tendances évolutive des

Polystomes vésicaux est d'acquérir un système reproducteur plus volumineux, qui s'installe au détriment du système digestif. Cette évolution est symptomatique de la rapide adaptation des Polystomes vésicaux aux changements de l'environnement.

Dès que l'hôte espace ses contacts avec l'eau, le parasite doit adapter son mode de reproduction. Chez un Amphibien très aquatique, le Ver réagit en produisant le plus grand nombre d'œufs possible et en les pondant au fur et à mesure. Lorsqu'un Polystome est hébergé par un Amphibien plus terricole, le dépôt incessant des œufs n'est plus possible. Dans ce cas, la survie de la parasitose est assurée par un stockage maximal des œufs, qui permet leur dépôt en vrac lors des courts passages des hôtes dans les mares. La rapidité de leur formation n'est plus d'un intérêt primordial. L'assimilation des éléments nutritifs peut se ralentir. En conséquence, la surface intestinale diminue et la place ainsi libérée dans la cavité générale du Polystome est utilisée par l'utérus qui s'allonge.

Eupolystoma et *Metapolystoma* sont les meilleurs exemples de ce type d'adaptation chez les Polystomes d'Amphibiens.

8. La scission vue au sein des Polystomes par la morphologie des C 1 se trouve confirmée par la chétotaxie. *P. baeri* et *M. cachani*, étudiés dans ce travail, illustrent les deux schémas chétotaxiques de ces groupes.

Reprenant l'idée des évolutions parallèles (tableau V) et à l'aide de nos données et de celles de la littérature, nous avons pu mettre en évidence les corrélations suivantes entre les espèces africaines et européennes :

- l'adulte, le néoténique et la répartition des sensilles chez la larve nageante de *P. gallieni* sont du type « groupe *togoensis* »,
- la silhouette intestinale de l'adulte et la forme « compacte » du néoténique de *P. pelobatis* correspondent à des caractères du « groupe *africanum* ». La chétotaxie de l'espèce européenne est similaire à celle de *P. baeri* (ou *P. africanum*), sauf sur un point : deux sensilles dorsales postérieures supplémentaires apparaissent dans le matériel africain,
- *P. integerrimum* est très proche parente de *P. perreti* par l'intestin réticulé de l'adulte et par le néoténique postérieurement évasé. Ces caractères font de *P. integerrimum* une espèce ancienne. Or, cette conclusion est étayée par sa chétotaxie, qui conserve des caractères ancestraux notoires : double cycle buccal, cycle Ha 4 fréquemment présent. L'évolution par rapport aux espèces ancestrales s'est inscrite dans la partie postérieure (perte de deux sensilles) exactement comme dans le cas de *P. pelobatis*.

En conclusion, la phylogénie des espèces impliquées dans notre discussion se présente comme suit.

- 1) Les espèces ancestrales sont reconnaissables à leur système chétotaxique complexe. L'évolution des espèces peut être suivie, en Afrique comme en Europe, d'après la simplification de ce système, spécialement dans les régions buccales et haptoriales de la larve.
- 2) La situation d'*E. alluaudi* se précise. Cette espèce a simplifié sa zone haptoriale, mais garde un caractère archaïque par son double cycle buccal.

9. L'hypothèse émise dans ces lignes, qu'une localisation en milieu sec aurait une influence positive sur l'évolution des Polystomes, appelle une confirmation par l'observation des faits dans la nature. Nous avons étudié les cycles parasitaires en milieu naturel, puis dans des conditions expérimentales, et avons comparé les données à la biologie des hôtes. L'exposé de ces recherches fait l'objet d'une autre publication (MURITH, 1981).

REMERCIEMENTS

Nous exprimons notre profonde gratitude à notre directeur de thèse, le D^r Claude Vaucher, Conservateur au Muséum de Genève, qui a élaboré notre programme de travail. Il a toujours très attentivement suivi et encouragé nos recherches et ses conseils furent précieux lors de la rédaction de notre manuscrit.

Nous prions notre cher Maître, le professeur André Aeschlimann de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, de croire à notre sincère reconnaissance pour le bienveillant soutien qu'il nous a témoigné dès nos premières années d'études supérieures à Fribourg. Il nous a ensuite (courageusement!) fait confiance en nous conseillant d'entreprendre ces recherches. Nous le remercions d'avoir si efficacement pris en charge l'organisation administrative de cette thèse et d'avoir accepté de présider notre Jury.

M. le professeur Claude Combes, du Centre universitaire de Perpignan, a eu l'amabilité de nous apprendre les techniques de manipulation des Polystomes et de venir à deux reprises en RCI pour résoudre certains problèmes inhérents à leur application. Nous lui sommes redevable de plusieurs idées développées dans ce travail. Nous sommes sensible à l'honneur qu'il nous a fait de bien vouloir être membre de notre Jury.

M. le professeur Jack Llewellyn de l'Université de Birmingham nous a rendu attentive, lors de nos rencontres, à certaines questions ayant trait au comportement des Monogènes. Nous lui sommes reconnaissante d'avoir accepté de mettre sa haute compétence en Helminthologie au service de l'appréciation de nos résultats.

Le D^r Jean-Luc Perret, du Muséum de Genève, a mis sa parfaite connaissance de la faune batracienne africaine à notre disposition et a contrôlé la détermination des Amphibiens récoltés. Nous lui adressons nos vifs remerciements.

M. le professeur Louis Euzet, de la Faculté des Sciences de Montpellier et le D^r Robert Bourgat, de l'Université de Lomé, se sont toujours vivement intéressés aux progrès de nos recherches et ont eu l'extrême obligeance de nous ouvrir leurs collections. Nous les en remercions chaleureusement et les assurons de notre respectueuse considération.

Notre gratitude va également à MM. les D^r Rodolphe Spichiger et Jean-François Graf, Directeurs successifs du Centre Suisse de Recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire. Leur sympathique accueil et leur compétence à régler tous les détails administratifs soulevés par toute activité scientifique en pays étranger, ont été des avantages certains. Nous les assurons de notre fidèle reconnaissance.

BIBLIOGRAPHIE

- AVENARD, J. M., M. ELGIN, G. GIRARD, J. SIRCOULON, P. TOUCHEBEUF, J. L. GUILLAUME, E. ADJANOHOUN et A. PERRAUD. 1971. Le milieu naturel de Côte-d'Ivoire. *Mém. Orstom, Paris*.
- AVERY, R. A. 1971. A preliminary list of Parasites collected from Reptiles and Amphibians in Northern Nigeria. *Br. J. Herpet.* 4: 217-219.
- BEVERLEY-BURTON, M. 1962. Some monogenetic trematodes from Amphibia in Southern Rhodesia including a new species, *Polystoma masoni*, sp. n., from *Bufo regularis* Reuss. *J. Parasitol.* 48(5): 752-757.
- BOURGAT, R. 1976. *Polystoma assoulinei* n. sp. (Monogenea, Polystomatidae) parasite vésical de *Ptychadena huguettae* (Anura) au Togo. *Vie Milieu* 25(2): 197-202.

- 1977. Etude comparative des Polystomes (Monogènes) de Ranidés (Anoures) du Sud Togo. Description de *Polystoma togoensis* n. sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 449(312): 447-463.
- BOURGAT, R. et C. COMBES. 1976. Présence de *Protopolystoma xenopi* (Price, 1963) au Togo, considérations sur l'aire et les hôtes de ce Monogène Polystomatidae. *Annls Univ. Bénin, Togo* 2: 55-59.
- BOURGAT, R. et M. L. SALAMI-CADOUX. 1974. Contribution à l'étude d'*Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913) (Monogenea, Polystomatidae). *Annls Parasit. hum. comp.* 48, 6: 755-760.
- COMBES, C. 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 51: 1-195.
- 1976. Biogéographie mondiale des Monogènes Polystomatidae. *Vol. in memoriam Acad. V. Bychovsky, Leningrad*, 12 p.
- COMBES, C., R. BOURGAT et M. L. SALAMI-CADOUX. 1973. Biologie des Polystomatidae: Le cycle interne direct chez *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913). *Z. ParasitKde* 42: 69-75.
- COMBES, C. et A. LAMBERT. 1975. Chétotaxie des larves nageantes de Polystomes européens (Monogenea). *Annls Parasit. hum. comp.* 50(1): 25-37.
- COMBES, C., A. LAMBERT, R. BOURGAT et M. L. SALAMI-CADOUX. 1978. L'oncomiracidium d'*Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913). Monogène parasite de *Bufo regularis* Reuss en Afrique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 514 (353): 211-216.
- DE BEAUCHAMP, P. 1913. Turbellariés, Trématodes et Gordiacés, in Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912), résultats scientifiques, 1-22. *Paris*.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1950. Trématodes récoltés au Congo Belge par le Professeur Paul Brien (mai à août 1937). *Annls Mus. r. Congo Belge, C. Zool.*, sér. V, 1(1): 1-136.
- DUPOUY, J. 1978. *Polystoma ebiensis* Maeder, 1973 (Ver Monogène) parasite de l'Amphibien anoure *Ptychadena aequiplicata* au Cameroun. Description de l'adulte. *Revue Zool. afr.* 92(3): 775-786.
- DUPOUY, J. et J. L. AMIET. 1977. *Protopolystoma xenopi* (Price, 1943) (Monogenea: Polystomatidae) chez *Xenopus fraseri* Boulenger (Anura: Pipidae) au Cameroun. *Annls Fac. Sci., Yaoundé*, 23-24: 87-97.
- DUPOUY, J. et L. Ph. KNOEPPFLER. 1978. *Polystoma chiramantis* n. sp. (Monogenea) chez *Chiramantis rufescens* (Günther, 1868) du Cameroun et de Centrafrique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 514(353): 217-220.
- EUZET, L., R. BOURGAT et M. L. SALAMI-CADOUX. 1974. *Polystoma galamensis* (Monogenea) parasite de *Rana galamensis* Duméril et Bibron, 1841, au Togo. *Annls Parasit., hum. comp.* 49(1): 63-68.
- EUZET, L. et C. COMBES. 1964. Sur un Polystomatidae (Monogenea) récolté à Madagascar chez *Rana mascareniensis* Duméril et Bibron. *Bull. Soc. zool. Fr.* 89(4): 392-401.
- 1967. Présence au Nord-Tchad d'*Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913). (Monogenea, Polystomatidae). *Annls Parasit. hum. comp.* 42(4): 403-406.
- EUZET, L., C. COMBES et G. BATCHVAROV. 1974. Sur un nouveau Polystomatidae européen, parasite de l'Amphibien *Bufo viridis* Laur. *Vie Milieu* 24(1): 129-140.
- EUZET, L., C. COMBES et L. Ph. KNOEPPFLER. 1966. Parasites d'Amphibiens du Gabon: Polystomatidae (Monogenea). Considérations sur la répartition géographique des Polystomatidae africains et malgaches actuellement connus. *Biologia gabon.* 2: 215-233.
- 1969. Parasites d'Amphibiens de Côte-d'Ivoire et du Liberia: Polystomatidae (Monogenea). *Biologia gabon.* 5(3): 217-221.
- 1974. Parasites d'Amphibiens de la République Centrafricaine, Polystomatidae (Monogenea). *Vie Milieu* 24(1): 141-150.
- GALLIEN, L. 1935. Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystomum integerrimum* Fröhl. *Trav. Stn. zool. Wimereux* 12(1): 1-181.
- 1956. Deux espèces nouvelles de Polystomes africains. *Bull. Soc. zool. Fr.* 81(5-6): 369-374.
- HALKIN, H. 1902. Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum* Fröhlich. *Arch. Biol. (Liège)* 18(2).

- LAMBERT, A. et R. BOURGAT. 1978. L'oncomiracidium de *Metapolystoma brygoonis* (Euzet et Combes, 1964) parasite de l'Amphibien malgache *Ptychadena mascareniensis* (Duméril et Bibron). *Annls Paras. hum. comp.* 53(5): 547-549.
- LANGERON, M. 1934. Précis de Microscopie. *Coll. Précis médicaux. Masson et Cie, Edit. Paris.*
- MAEDER, A. M. 1973. Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte-d'Ivoire. *Revue suisse Zool.* 80(2): 267-322.
- MAEDER, A. M., L. EUZET et C. COMBES. 1970. Espèces nouvelles du genre *Polystoma* (Monogenea) en Afrique occidentale. *Z. ParasitKde* 35, 2: 140-155.
- MESKAL, F. H. 1970. Trematodes of Anurans from Ethiopia. *Arb. Univ. Bergen Mat.-Naturv. Ser.* 1: 5-73.
- MURITH, D. 1979. Identité des larves de Polystomes (Monogenea) parasites du têtard de *Dicroglossus occipitalis* (Günther) en Côte-d'Ivoire. *Z. ParasitKde* 59: 187-194.
- 1981. Contribution à l'étude de la biologie du développement des Polystomes (Monogenea) parasites d'Amphibiens anoures de basse Côte-d'Ivoire. *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.* 104: 5-33.
- MURITH, D., C. VAUCHER et C. COMBES. 1977. Coexistence de la néoténie et du cycle interne chez un Polystomatidae (Monogenea). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 284: 187-190.
- MURITH, D., M. MIREMAD-GASSMANN et C. VAUCHER. 1978. Contribution à l'étude des Polystomes d'Amphibiens du Cameroun. *Revue suisse Zool.* 85(3): 681-698.
- PERRET, J. L. 1979. Remarques et mise au point sur quelques espèces de *Ptychadena* (Amphibia, Ranidae). *Bull. Soc. neuchât. Sci. nat.* 102: 5-21.
- PRICE, E. W. 1939. North American monogenetic trematodes. IV. The family Polystomatidae (Polystomatoidea). *Proc. helminth. Soc. Wash.* 6(2): 80-82.
- 1943. A new Trematode of the Genus *Polystoma* (Monogenea: Polystomatidae) from *Xenopus laevis* Daud. *Proc. helminth. Soc. Wash.* 10: 83-85.
- RICHARD, J. 1977. Les cercaires de Microphallidae. *Comm. Journées Soc. Franç. Parasitol., Strasbourg.*
- SALAMI-CADOUX, M. L. 1978. Les stades larvaires de *Polystoma africanum* Szidat, 1932 (Monogenea, Polystomatidae), parasite de *Bufo regularis* Reuss. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 514(353): 221-226.
- SAOUD, M. F. A. 1967. On *Polystoma prudhoei* sp. nov. (Trematoda: Monogenea) from *Rana* (*Ptychadena*) *oxyrhynchus* in the Cameroons. *J. Helminth.* 41(2-3): 229-234.
- SZIDAT, L. 1932. Parasiten aus Liberia und Französisch-Guinea. II. Teil: Trematoden. *Z. ParasitKde.*, 4(3): 506-521.
- THURSTON, J. P. 1964. The morphology and life-cycle of *Protopolystoma xenapi* (Price) Bychowsky in Uganda. *Parasitology* 54: 441-450.
- TINSLEY, R. C. 1973. Observations on Polystomatidae (Monogenoides) from East Africa with a Description of *Polystoma makereri* n. sp. *Z. ParasitKde* 42: 251-263.
- 1974. Observations on *Polystoma africanum* Szidat with a review of the inter-relationships of *Polystoma species* in Africa. *J. nat. Hist.* 8: 355-367.
- VERCAMMEN-GRANDJEAN, P. H. 1960. Les Trématodes du Lac Kivu Sud (Vermes). *Annls Mus. r. Afr. centr., nlle. sér. in-4°, Sci. Zool.* 5: 1-171.
- ZELLER, E. 1872. Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum* Z. *wiss. Zool.* 22: 1-28.

Adresse de l'auteur :

D^r Danièle Murith
 Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel
 Rue E. Argand 11
 2000 NEUCHÂTEL - 7
 SUISSE

858 / 1

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
DU DÉVELOPPEMENT DES POLYSTOMES
(MONOGENEA)
PARASITES D'AMPHIBIENS ANOURES
DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE¹

par

DANIÈLE MURITH

AVEC 13 FIGURES ET 3 TABLEAUX

EXTRAIT DU BULLETIN
DE LA SOCIÉTÉ NEUCHATELOISE DES SCIENCES NATURELLES
TOME 104, 1981

Imprimerie Centrale S.A., Neuchâtel

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
DU DÉVELOPPEMENT DES POLYSTOMES
(MONOGENEA)
PARASITES D'AMPHIBIENS ANOURES
DE BASSE CÔTE-D'IVOIRE¹

par

DANIÈLE MURITH

AVEC 13 FIGURES ET 3 TABLEAUX

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION	6
Abréviations	6
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES	7
III. OBSERVATION DES CYCLES DANS LA NATURE	7
A. Biologie des hôtes	
<i>Ptychadena longirostris</i> (Peters, 1870)	8
<i>Ptychadena masc. bibroni</i> (Hallowell, 1844)	9
<i>Hylarana</i> sp.	10
B. Cycles parasitaires	
<i>Metapolystoma cachani</i> (Gallien, 1956)	10
<i>Polystoma togoensis</i> Bourgat, 1977	19
<i>Polystoma perreti</i> Maeder, 1973	20
IV. REPRODUCTION DES CYCLES OBSERVÉS DANS LA NATURE	21
<i>Metapolystoma cachani</i> (Gallien, 1956)	22
<i>Polystoma togoensis</i> Bourgat, 1977	27
V. CONFRONTATION DES RÉSULTATS ET DISCUSSION	28
Remerciements	31
Summary	31
BIBLIOGRAPHIE	32

¹ Travail exécuté avec l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique et faisant partie de la thèse de l'auteur.

I. INTRODUCTION

Les Polystomes d'Amphibiens (Polystomatidae) font partie des rares Monogènes parasites de Vertébrés terrestres. Leur biologie en zone tempérée est maintenant bien connue, notamment grâce aux travaux de GALLIEN (1935), PAUL (1938), STUNKARD (1959) et COMBES (1967 et 1968).

Par contre, nous ne possédons encore que des flashes d'information sur les cycles saisonniers des Polystomes tropicaux. En Afrique de l'Ouest, ces premiers renseignements proviennent du Togo (COMBES *et al.* 1973, 1976; SALAMI-CADOUX 1975, 1978; BOURGAT *et al.* 1976), du Cameroun (DUPOUY *et al.* 1977) et de la RCI (MAEDER 1973; MURITH *et al.* 1977; MURITH 1979).

D'emblée, les travaux de MAEDER ont montré que les espèces africaines se singularisent par la fréquence des formes dites néoténiques.

Une étude approfondie de la biologie des Polystomes a été poursuivie pendant trois ans en RCI, afin de compléter les connaissances sur les cycles des espèces inféodées à la zone guinéenne. Pour ce faire, il a fallu une enquête minutieuse sur l'étho-écologie des hôtes, une observation constante des cycles dans la nature et leur reproduction au laboratoire.

Les trois espèces choisies pour illustrer les résultats sont de types morphologiques bien distincts. La confrontation des cycles devrait permettre d'analyser l'influence de l'hôte-milieu sur le parasite, de préciser les mécanismes du choix du mode de reproduction et de transmission des Polystomes et de prévoir certaines recherches sur la nature exacte des relations hôte-parasite.

Abréviations

Ad:	adulte
COS:	côté opposé au spiracle
CS:	côté du spiracle
L:	larve
Lcl:	larve à croissance lente
Lg:	larve gyrodactyloïde
Lr:	larve rénale
M:	méta-néoténique
m:	têtard en métamorphose
N:	néoténique
Nj:	néoténique juvénile
No:	néoténique ovigère
Om-I:	oncomiracidium issu d'adulte vésical
Om-II:	oncomiracidium issu de néoténique
RCI:	République de Côte-d'Ivoire
T:	têtard
Vés:	larve vésicale
Vj:	individu vésical juvénile
Vo:	individu vésical ovigère
\bar{X} :	moyenne arithmétique

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Polystomes choisis pour cette étude sont *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1956), *Polystoma togoensis* Bourgat, 1977 et *Polystoma perreti* Maeder, 1973, dont les hôtes respectifs sont *Ptychadena longirostris* (Peters), *Ptychadena mascareniensis bibroni* (Hallowell) et *Hylarana* sp. (*H. albolabris* (Hallowell) auct.).

Les caractéristiques biogéographiques de la zone prospectée (la forêt dense sempervirente du sud ivoirien) et la liste complète du matériel récolté apparaissent dans la partie systématique de ce travail (MURITH 1981).

Les déterminations d'hôtes ont été contrôlées au Muséum de Genève, où tout le matériel est déposé (hôtes et parasites).

Les méthodes ayant trait à la capture, à l'élevage des Amphibiens, à la manipulation des parasites figurent également dans le premier volet de ce rapport. Les quelques nouveautés apportées aux méthodes classiques de travail sont :

- la congélation rapide des Amphibiens avant la dissection, afin de prélever le parasite vivant ;
- le dépôt des corbeilles branchiales en cristallisoir et leur observation sous bino-culaire en lumière transmise, pour un total déparasitage ;
- l'utilisation d'ampoules à décantation pour la recherche des œufs de Polystomes dans les eaux d'élevage.

III. OBSERVATION DES CYCLES DANS LA NATURE

Les trois espèces de parasites étudiées ici sont hébergées par des Ranidae, les autres Anoures n'ayant fourni que de rares Polystomes. La parenté des hôtes présente un avantage en biologie comparée : la diversité des modes de reproduction des Vers dépendra de l'écologie des hôtes et non de leur taxonomie.

Du point de vue parasitologique, les Amphibiens sont à classer en deux groupes : l'un réunit les espèces hydrophiles, aquatiques pendant toute l'année, l'autre les espèces plus terricoles qui ne se rendent à l'eau qu'en période de reproduction (COMBES 1974).

Ceux pris en considération dans ce travail appartiennent à la seconde catégorie. Le mode de vie de leurs parasites va fortement dépendre de la fréquence de leurs passages dans les mares. Une connaissance précise de leur étho-écologie est nécessaire pour une approche de la biologie des parasites.

A. Biologie des hôtes

Ptychadena longirostris, *Ptychadena mascareniensis bibroni* et *Hylarana* sp. sont trois espèces sylvo-côtières. Le nombre d'individus récoltés au cours de deux années hydriquement distinctes (1975 et 1977) est rapporté aux données climatiques mensuelles afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre la pluviométrie et l'activité des trois Amphibiens (fig. 1).

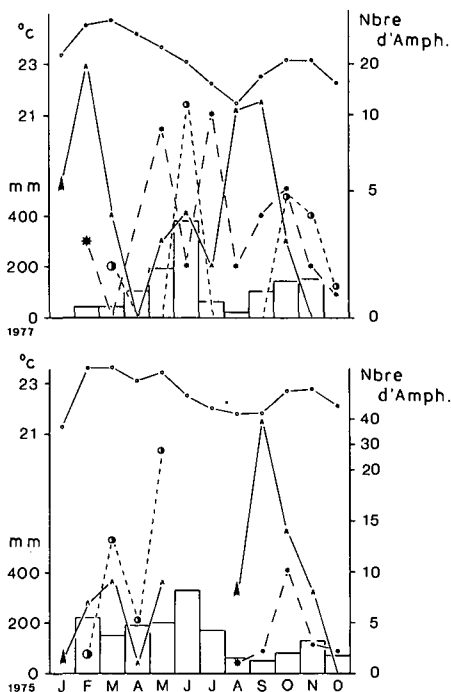


Fig. 1. Nombre d'Amphibiens adultes récoltés pendant les années 1975 et 1977, comparé aux moyennes mensuelles des millimètres de pluie et des températures nocturnes. ▲ *P. longirostris*, * *P. masc. bibroni* et ○ *Hylarana sp.*

Ptychadena longirostris (Peters, 1870)

Cette *Ptychadena*, qui peut atteindre une taille de 60 mm, est signalée comme une espèce rare de la forêt dense primaire ou secondaire ivoirienne. Très caractéristiques, les 280 exemplaires adultes ou subadultes récoltés appartiennent sans conteste à l'espèce *longirostris*. L'identification des têtards, plus malaisée, a été contrôlée sur lots témoins gardés jusqu'à métamorphose.¹

Les prélèvements systématiques effectués de 1974 à 1978 font apparaître deux à trois périodes annuelles de reproduction, concentrées sur les mois les plus secs (fig. 1). Cette singularité peut avoir deux origines :

- une ancienne adaptation savanicole ;
- une compétition interspécifique.

Plusieurs critères nous font opter pour la seconde hypothèse.

¹ Le têtard de *P. longirostris* n'est pas encore décrit.

La morphologie de *P. longirostris* est caractéristique des espèces forestières (peau fine, palmure pédieuse totale).

Ses mœurs sont discrètes et semblent s'être modifiées sous l'influence des espèces sympatriques plus à l'aise dans le biotope forestier : *P. longirostris* ne fait que de brefs passages dans les mares et toujours fort tard dans la nuit, lorsque les autres espèces les ont abandonnées. L'appel du mâle est faible pour le genre et ne réunit que des couples épars.

Les biotopes choisis pour le dépôt des pontes sont à ciel ouvert : flaques d'ornières de pistes ou modestes points d'eau de clairières. Ces lieux surchauffés favorisent le rapide développement des têtards, mais une trop forte évaporation peut aussi condamner les pontes.

Le processus exact qui a mené *P. longirostris* à acquérir des habitudes si peu hydrophiles est difficile à suivre, mais le comportement de l'hôte a certainement une grande influence sur l'évolution du Polystome qui lui est inféodé.

Ptychadena mascareniensis bibroni (Hallowell, 1844)¹

Cet Amphibien migrateur, d'une taille ne dépassant guère les 55 mm, se rencontre dans les blocs forestiers centre et ouest-africains. Sa détermination est relativement aisée, grâce à la courte palmure pédieuse et aux sacs vocaux supères. Le têtard est également décrit (LAMOTTE et al. 1961).

Les deux périodes de reproduction annuelles sont étalées sur plusieurs semaines, permettant la croissance simultanée de têtards d'âges différents (fig. 1). *P. bibroni* entre en activité sous l'effet des pluies, cependant la migration débute avant la complète mise en eau des sols. Cette sensibilité au climat permet de profiter des mares au maximum.

Cette qualité étonne de la part d'un Amphibien forestier, de même que d'autres critères.

La morphologie de *P. bibroni* présente des caractères hybrides, sylvicoles et savanicoles.

Les mœurs de cette *Ptychadena* sont proches de celles de *P. longirostris*. On retrouve la même discrétion dans le comportement reproducteur et ses sorties nocturnes encore plus tardives lui permettraient de profiter des rosées (LAMOTTE 1967).

Les biotopes préférentiels de ponte occupent des sites exposés : farmbush et sables du littoral. Les mares surchauffées assurent un développement accéléré des têtards, mais sont sujettes à une dangereuse évaporation et infiltration.

Ces caractères inhabituels chez des Amphibiens forestiers dévoileraient une ancienne adaptation savanicole : *P. bibroni* fait partie du groupe *mascareniensis* dont les autres représentants sont savanicoles.

On peut s'attendre à trouver chez le Polystome des signes d'adaptation parallèle à cette niche particulière.

¹ Anciennement *P. hylaea* Schmidt et Inger (PERRET 1979).

Hylarana sp.

Les *Hylarana* récoltées jusqu'à présent en Afrique de l'Ouest se classaient avec les *Hylarana albolabris* (Hallowell, 1856) du bloc forestier centrafricain. Mais les herpétologistes reconnaissent actuellement l'existence d'une espèce occidentale originale, qui reste à décrire (PERRET 1977).

Ce Ranidae, d'une taille de 60 à 80 mm, adapté à une vie arboricole vu ses disques scansoriels, se déplace fréquemment à terre. Ses têtards à robe « léopard » sont facilement identifiables.

Son activité reproductrice est en corrélation directe avec les pluies (fig. 1). On compte quatre saisons de reproduction, et les pontes échelonnées maintiennent une grande diversité d'âge parmi les jeunes populations.

Bien que faible, l'appel des mâles rassemble bon nombre d'adultes autour des lieux de reproduction, les mares ombragées de forêt dense, où les têtards à développement lent évoluent presque toute l'année.

La morphologie, les mœurs et le biotope de *Hylarana* sp. en font une espèce typiquement forestière, offrant des conditions de vie optimales au Polystome.

B. Cycles parasites

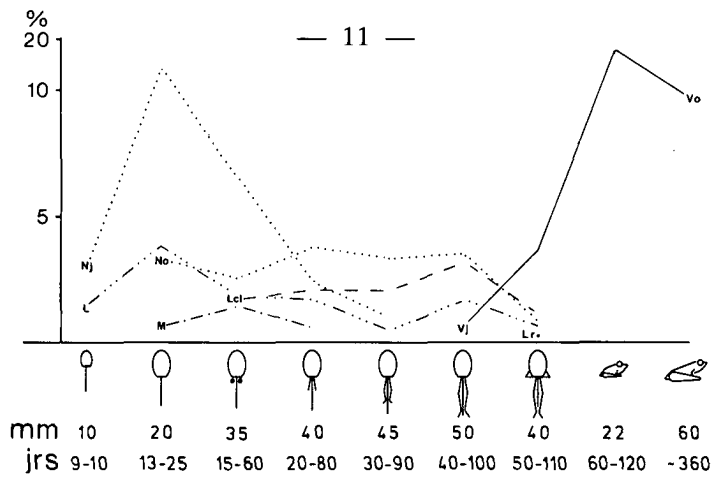
L'observation de la biologie des hôtes des trois exemples choisis montre que ces trois Amphibiens occupent en forêt des niches écologiques séparées et bien différentes. *Hylarana* sp. est le type même de l'Amphibien sylvicole. Comparativement, on remarque que l'hydrophilie et l'ombrophilie diminuent chez *Ptychadena bibroni* et deviennent quasiment nulles chez *Ptychadena longirostris*. On peut admettre que les trois exemples représentent des étapes dans la diffusion des Amphibiens vers les biotopes les plus secs. Il s'agit maintenant d'analyser les conséquences sur le déroulement des cycles des Polystomes.

Metapolystoma cachani (Gallien, 1956)

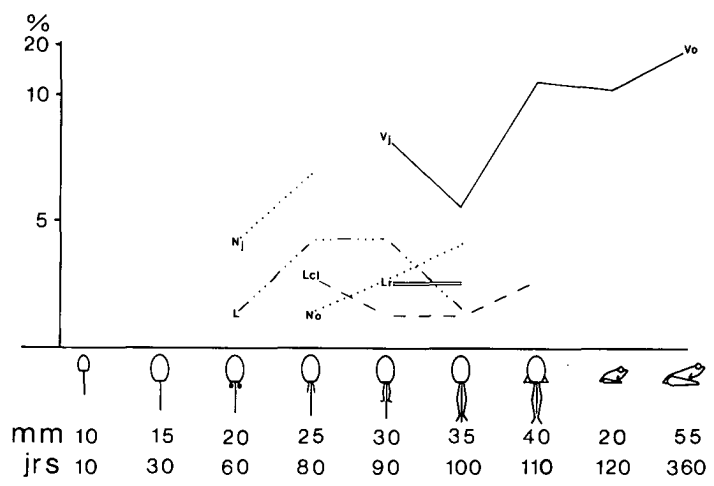
Le parasite de *Ptychadena longirostris* est un modèle intéressant à étudier, car il cumule à lui seul les trois modes de reproduction connus chez les Polystomatidae (MURITH *et al.* 1977):

- le cycle néoténique: la forme mature, ovipare, vit sur les branchies du têtard et expulse ses œufs dans le milieu aquatique;
- le cycle vésical: la forme mature, ovipare, vit dans la vessie de l'hôte adulte et expulse ses œufs dans le milieu aquatique;
- le cycle interne: la forme mature, fixée dans la vessie de l'hôte adulte, devient ovovivipare. Les larves éclosent « in situ » et se fixent immédiatement à côté des parents, et la reproduction se fait sans l'intervention du milieu aquatique.

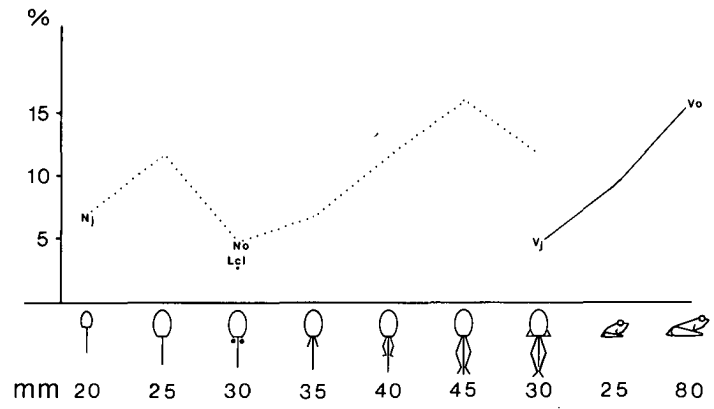
Le cycle biologique complet de *Metapolystoma cachani*, décrit ci-après, est illustré par les figures 2 et 3.



a



b



c

Fig. 2. Répartition des Polystomes sur des têtards naturellement infestés, en % du nombre total de parasites et en fonction de l'état de développement des hôtes à la dissection.
 a) *M. cachani* b) *P. togoensis* c) *P. perreti*

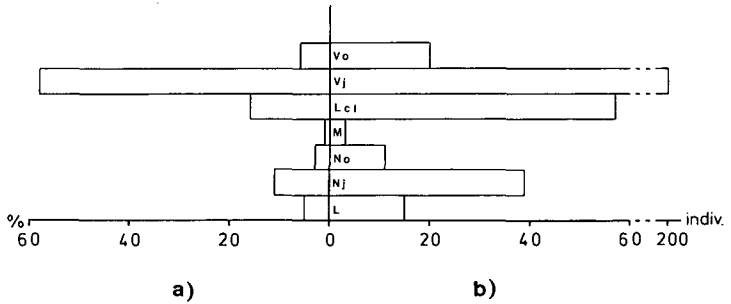


Fig. 3. Répartition des différents stades évolutifs de *M. cachani* dans une population naturelle : a) en % du nombre total de parasites et b) en fonction du nombre de cas de parasitisme chez l'hôte, ramené à 100 hôtes.

La figure 2a représente l'épidémiologie de *M. cachani* et la figure 3, la pyramide des populations en RCI, rapportée à 100 Vers récoltés (3a) et 100 hôtes parasités (3b). Cette double présentation des données permet d'éviter une interprétation des faits qui serait uniquement basée sur le hasard des récoltes. De plus, la diminution du nombre de parasites en cours de croissance, que ce soit sur la branchie ou dans la vessie, est fonction uniquement d'une élimination du Ver et non pas de la disparition de l'hôte dans les biotopes prospectés. Les mécanismes responsables de cette régulation de la parasitose restent cependant à préciser (compétition intraspécifique, résistance de l'hôte, ...?).

a) Description du cycle néoténique

D'après la figure 2a, il apparaît clairement que seuls les têtards les plus jeunes hébergent des néoténiques juvéniles (Nj). Le stade d'ébauche des pattes postérieures chez l'Amphibien représente un âge limite pour l'élaboration d'un cycle reproducteur uniquement aquatique (No). La larve de Polystome qui contamine un têtard plus âgé opte pour le cycle vésical (Lcl, Vj, Vo). L'élaboration du cycle branchial s'accompagne d'une forte élimination numérique des parasites. En règle générale, un seul Ver atteint l'état de maturité, fixé sur un des arcs de droite (COS), site le moins perturbé par le courant spiraculaire. Dans les rares cas où plusieurs individus ovigères parasitent un même hôte, ils se répartissent de façon à pouvoir procéder à des inséminations croisées. Au moment de la ponte, les Vers se distendent vers le spiracle et expulsent leurs œufs directement à l'extérieur. Les données quantitatives qui concernent l'épidémiologie et la productivité des No de *M. cachani* figurent sur le tableau I. L'embryogenèse se déroule entièrement en milieu aquatique. Les chances d'éclosion des œufs s'évaluent difficilement, tributaires de nombreux facteurs extérieurs. D'après les observations faites dans les élevages, il semblerait que les têtards eux-mêmes soient un facteur limitant en ingérant copieusement les œufs qui tapissent le fond des eaux.

Données quantitatives des cycles observés dans la nature

	<i>Metapolyistoma cachani</i> (Gallien, 1956) <i>Ptychadena longirostris</i> (Peters, 1870)			<i>Polystoma togoensis</i> Bourgat, 1977 <i>Ptychadena bibroni</i> (Hallowell, 1844)			<i>Polystoma perreii</i> Maeder, 1973 <i>Hylarana</i> sp.		
	T	T + m	Ad	T	T + m	Ad	T	T + m	Ad
<i>Epidémiologie</i>									
Nombre d'Amphibiens récoltés	2706	2812	174	392	411	49	243	247	63
Nombre d'Amphibiens parasités	333	186	41	13	31	13	32	6	6
Fréquence du parasitisme, \bar{X} en % et (Sq)	9 (8-10)	7 (6-8)	24 (18-31)	4 (3-6)	8 (5-11)	27 (15-40)	13 (9-18)	25 (19-30)	10 (4-19)
Fréquence max. du parasitisme, en %	80			18			20		
Stades parasitaires	N	Lel	Ad	N	Lel	Ad	N	Lel	Ad
Nombre de parasites récoltés	252	1347	118	14	75	23	35	12	7
Nombre de parasites par hôte	1-3	1-40	1-11	1-2	1-19	1-5	1-2	1-4	1
Localisation COS, en % et (Sq)	98(-)	20 (17-22)	-	85 (54-98)	25 (16-35)	-	50 (33-66)	100 (-)	-
Élimination des parasites, en % et (Sq)	73 (67-78)	90 (88-91)	-	52 (19-86)	80 (70-88)	-	76 (59-87)	80 (46-96)	-
Fréquence du cycle rénal, en %	-	0,5	-	-	12	-	-	0	-
Fréquence du cycle interne, en %	-	-	39	-	-	0	-	-	0
<i>Productivité</i>									
Temps de croissance, en jours	20	-	360 ?	20	-	360 ?	21	-	360 ?
Durée de productivité, en jours	30	-	10	25	-	5	22	-	10
Nombre d'œufs par jour et par Ver	1-48	-	1-100	1-30	-	1-140	2-40	-	1-100
Nombre total d'œufs	350	-	300	200	-	210	292	-	210
Durée de l'embryogenèse, en jours	7-8	-	0-8	7-9	-	0-8	7-8	-	7-9
Durée de vie des Lg, en heures	2	-	2	2	-	2	2	-	2
Durée minimum d'un cycle complet en jours	34	-	360 ?	34	-	360 ?	35	-	376 ?

Dès l'éclosion, l'oncomiracidium nage activement à la recherche de l'hôte, pénètre par le spiracle et se fixe sur une branchie. Le développement des néoténiques se remarque quelques jours après la fixation, par le sang ingéré qui colore l'intestin. L'animal croît rapidement, le haptéur acquiert d'arrière en avant une, puis deux, puis trois paires de ventouses. Les crochets larvaires latéraux deviennent intraventousaires. Les hamuli restent à l'état d'épines (18 μm). Toutefois, chez certains individus que l'on qualifiera de méta-néoténiques (M), ces pièces peuvent s'ébaucher (jusqu'à 165 μm). Ce terme s'inspire de celui de « méta-gyrodactyloïde » créé par GALLIEN en 1935 :

« Les méta-gyrodactyloïdes constituent des types intermédiaires entre la persistance de l'état gyrodactyloïde et la réalisation de l'état néoténique. »

Les M sont des individus intermédiaires entre les néoténiques parfaits (sans hamuli) et les Vers à option vésicale (développement primordial des hamuli). Des variations existent chez les M, qui vont du No à hamuli jusqu'à la Lcl qui opte finalement pour une migration vésicale malgré quelques repas de sang. Certaines formes, trop hésitantes, restent bloquées en cours de croissance.

Comme dans le cas des méta-gyrodactyloïdes, c'est l'âge physiologique du têtard qui détermine le choix évolutif du Ver. Un têtard perturbé par la prométamorphose induit la formation d'un parasite inhabituel, qui essaie de s'adapter simultanément à deux états physiologiques présents chez l'hôte.

Lorsque les Om-II apparaissent dans le biotope, les têtards sont trop âgés pour héberger à nouveau des néoténiques. La succession de générations néoténiques observée dans la nature est possible grâce à l'étalement des pontes lors de chaque période de reproduction des Amphibiens.

b) *Description du cycle vésical*

La figure 2a montre que les Lcl de *M. cachani* n'apparaissent que sur les têtards de *P. longirostris* ayant déjà des bourgeons de pattes postérieures. Ce stade est décisif: dès cet instant, l'Amphibien est considéré par le parasite comme un hôte terrestre. Le cycle devient à option vésicale.

Les données quantitatives de l'épidémiologie du cycle vésical sont relevées sur le tableau I. On remarque que la majorité des Lcl occupaient les arcs branchiaux CS. De par leur petite taille et grâce au système d'accrochage efficace que constituent les hamuli très tôt développés, elles résistent mieux que les néoténiques au courant spiraculaire.

L'évolution des Lcl se remarque par la croissance du haptéur. La formation des ventouses et des hamuli a lieu de façon synchrone (fig. 4). La première paire de ventouses apparaît vers le 3^e jour après la fixation, la paire médiane entre le 6^e et le 8^e jour et enfin la paire antérieure.

Les Lcl les plus âgées observées sur les branchies ont 50 à 60 jours (fig. 4). A part quelques exceptions, ce n'est qu'en arrivant dans la vessie qu'elles deviennent hématophages et que leur réelle croissance commence.

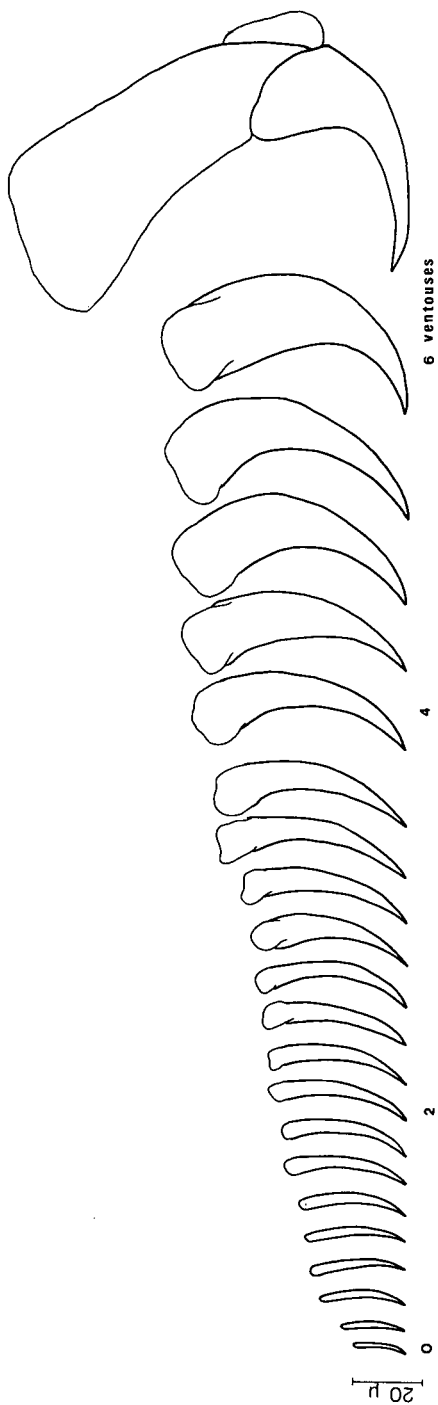


Fig. 4. Développements comparés des hamuli et des ventouses chez les Lci de *M. cachani*, jusqu'au moment de la migration vers la vessie.

On trouve des Lcl sur les branchies jusqu'à la fermeture des poches branchiales. Mais la migration vers la vessie s'amorce plus tôt, avant la sortie des membres antérieurs de l'hôte. On observe le même phénomène que celui décrit chez *Polystoma pelobatis* (COMBES 1968). Les jeunes larves qui atteignent le spiracle pour parasiter les branchies croisent celles qui en sortent pour se rendre dans la vessie. Le déclenchement de la migration ne se fait pas en fonction de l'état morphologique des larves. Les plus jeunes individus se retrouvent parfois les premiers dans la vessie (fig. 5). Le séjour branchial ne peut pas être escamoté.

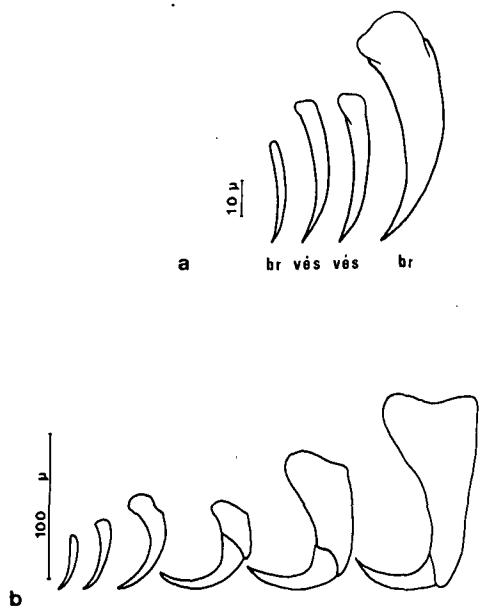


Fig. 5. Age des larves de *M. cachani* chez des hôtes en métamorphose, estimé par la taille des hamuli : a) larves migrantes (hôte en métamorphose) et b) larves vésicales (hôte métamorphosé).

La maturation des Vers vésicaux s'effectue en corrélation directe avec celle de l'hôte. Les Amphibiens adultes ont toujours fourni des Polystomes adultes, les subadultes, des immatures (fig. 6). Le sexe de l'hôte ne semble pas influencer la fréquence du parasitisme. A 221 jours déjà, le Ver vésical approche de la maturité (Ver le plus âgé que nous ayons maintenu en élevage, fig. 7). Un cycle reproducteur complet doit nécessiter un an environ.

On peut noter ici que la migration des Lcl vers la vessie de l'hôte s'accompagne parfois d'un périple rénal. Les larves remontent les voies

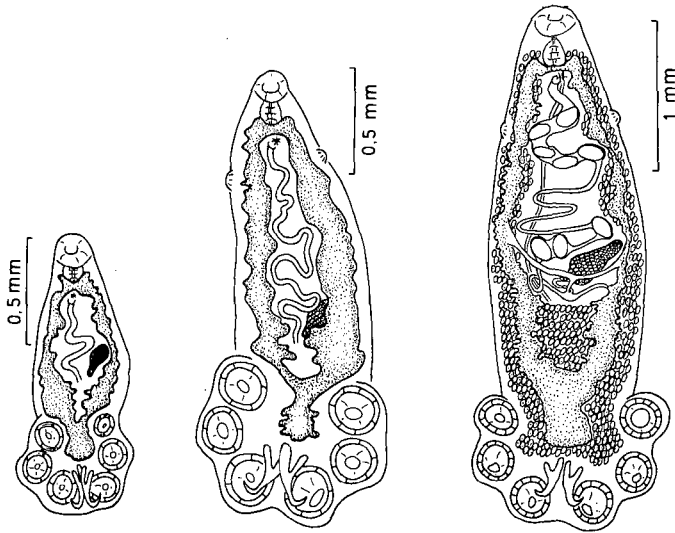


Fig. 6. Maturations comparées de *M. cachani* et de son hôte. De g. à dr. : hôte de 22 mm (juvénile), hôte de 48 mm (immature) et hôte de 50 mm (mature).

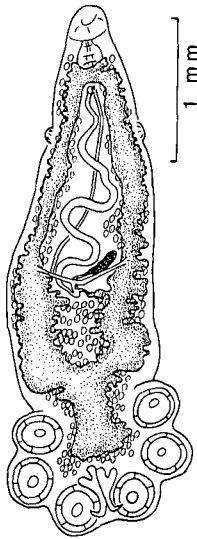


Fig. 7. *M. cachani* - individu vésical de 221 jours. Ver provenant d'une infestation naturelle et prélevé chez un hôte de 36 mm (immature).

excrétrices de l'Amphibien, passent par le rein et redescendent se fixer dans la vessie. Le séjour rénal est très court et ne contribue en aucune manière au maintien de la parasitose. Son intérêt est plutôt scientifique; il ouvre une voie d'investigation sur l'attrait éventuel que pourrait exercer le rein sur les jeunes Polystomes.

Les données quantitatives de la productivité des Polystomes vésicaux reportées sur le tableau I amènent quelques commentaires.

1. Hors des périodes de reproduction, la simple immersion de l'hôte ne déclenche pas la ponte du parasite.
2. Lors des saisons de reproduction, l'activité reproductrice est rythmique. Les œufs sont déposés en grand nombre lors des premières heures de contact avec le milieu aquatique. La productivité cesse ensuite pendant trois jours et peut reprendre après ce temps de repos. Deux cycles consécutifs semblent constituer un maximum pour *M. cachani*.
3. Le nombre de Vers ovigères par vessie, qui dépasse rarement la dizaine, n'influence pas les volumes de ponte.
4. Les chiffres mentionnés correspondent à des températures oscillant autour de 25 °C. Une élévation de la température (30 °C) précipite les rythmes de ponte, mais ne semble pas en augmenter le volume final.
5. Au moment de la ponte, les œufs sont dans un état physique parfait, leur chance de survie est maximale. Dans les élevages particulièrement réussis, tous les œufs parviennent à éclosion.

c) Description du cycle interne

L'adulte de *M. cachani* présente un ovaire postérieur et un long utérus contourné, rempli de 200 à 300 œufs chez les individus matures. Les Polystomes classiques ont un ovaire antérieur et un utérus court, occupé par une dizaine d'œufs en moyenne (2 à 5 dans la plupart des cas). Le système génital original de *M. cachani* lui permet une reproduction par ovoviviparité. L'embryogenèse débute pendant le long séjour des œufs dans l'utérus. Lors de la ponte, les plus avancés d'entre eux éclosent immédiatement. Des Om-I se retrouvent ainsi dans le liquide vésical et leur promptitude à se fixer les place directement à côté des parents. Ainsi, même en cas d'insuffisance hydrique notoire, l'espèce peut continuer à se perpétuer.

Les œufs expulsés à l'extérieur éclosent dans les heures ou les jours qui suivent, selon leur stade de développement au moment de l'oviposition.

Eupolystoma alluaudi, parasite de *Bufo regularis*, utilise un cycle interne comme seul mode de reproduction (COMBES et al. 1973). Chez ce Polystomatidae, les larves émises dans la vessie migrent dans les voies urinaires de l'hôte, passent dans le rein et reviennent s'installer peu après dans la vessie. Ce périple rénal rappelle celui découvert chez les larves migrantes de *M. cachani* (vide infra). Cependant, les *Ptychadena longirostris* adultes hébergeant un cycle interne de *M. cachani* n'ont pas révélé la présence d'un passage rénal. Il semble que chez cette espèce, le cycle interne s'accomplit entièrement dans la vessie.

Ce cycle direct, qui intervient comme mode supplémentaire de reproduction, situe *M. cachani* parmi les Monogènes d'Amphibiens les mieux adaptés à la survie en milieu terrestre. Cette espèce est parvenue à un degré d'adaptation intermédiaire entre les genres *Polystoma* et *Eupolystoma*. Chez les premiers, le cycle interne peut intervenir occasionnellement lorsqu'un déficit hydrique provoque une rétention prolongée des œufs in utero ; il devient le mode exclusif de reproduction chez les seconds.

Polystoma togoensis Bourgat, 1977

Plusieurs faits distinguent *Polystoma togoensis*, parasite de *Ptychadena mascareniensis bibroni*, des autres espèces du genre *Polystoma* et le rapprochent des *Metapolystoma* (MURITH 1981) :

- la chétotaxie larvaire ;
- l'emplacement de l'ovaire, légèrement déplacé vers la partie postérieure du corps, chez le Ver vésical ;
- la fréquence des reproductions par ovoviviparité du Ver vésical ;
- la taxonomie de l'hôte, *Ptychadena mascareniensis* hébergeant *Metapolystoma brygoonis* à Madagascar.

a) *Description du cycle néoténique*

Les jeunes têtards de *P. bibroni* hébergent exclusivement des Nj ou des larves indifférenciées jusqu'à l'apparition des membres postérieurs (fig. 2b). Ce stade représente le seuil de virage pour les parasites, qui optent pour un cycle vésical sur les hôtes plus développés. La croissance des néoténiques de *P. togoensis* est identique à celle de *M. cachani*, et les individus ovigères, fixés COS, vivent solitaires. Ils quittent cependant la cavité branchiale plus tôt que dans l'exemple précédent : les têtards tétrapodes n'hébergent plus de formes néoténiques.

Le tableau I fournit les données quantitatives relatives au cycle néoténique de *P. togoensis*.

b) *Description du cycle vésical*

Les plus jeunes Lcl prélevées chez *P. bibroni* parasitent des têtards ayant déjà une ébauche nette des pattes postérieures (fig. 2b). Ces larves présentent une paire de ventouses formée et des hamuli de 65 μ m. Le cycle vésical de *P. togoensis* s'installe chez des hôtes dont les membres sont à l'état de bourgeons, comme dans le cas de *M. cachani*.

Les Lcl se maintiennent sur les branchies jusqu'au moment de la fermeture des poches branchiales. Mais le signal de départ pour les premières migrations vers la vessie intervient très tôt, avant la complète formation des pattes postérieures chez l'hôte. La colonisation vésicale intervient plus précocement que chez *M. cachani* ; en conséquence, les Lcl n'ont pas le temps d'atteindre un état de développement comparable (fig. 4 et 8).

Fig. 8

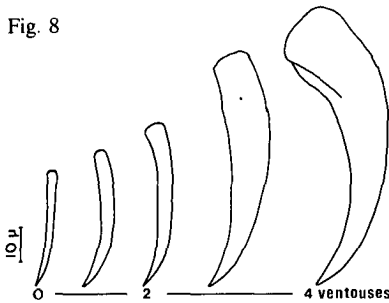


Fig. 8. Développements comparés des hamuli et des ventouses chez les LCI de *P. togoensis*, jusqu'au moment de la migration vers la vessie.

Fig. 9

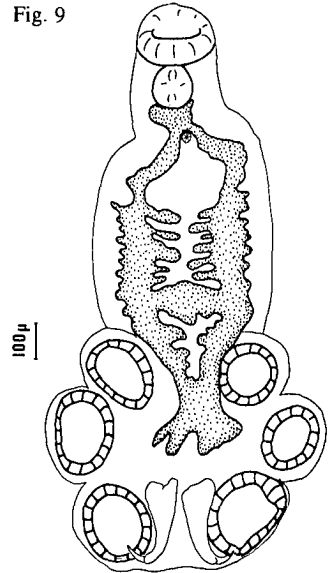


Fig. 9. *P. togoensis* - individu vésical de 75 jours. Ver provenant d'une infestation naturelle et prélevé chez un hôte de 24 mm (36 jours après la métamorphose).

Le séjour branchial est obligatoire pour les larves à option vésicale, même en cas d'infestation très tardive ; il ne dure alors que quelques heures.

Comme chez *M. cachani*, la migration vers la vessie s'accompagne parfois d'un périple larvaire dans les uretères et le rein de l'hôte. Cette phase curieuse du cycle n'intervient cependant pas dans l'augmentation du pouvoir de survie de *P. togoensis*.

Le tableau I résume les données quantitatives de l'épidémiologie des LCI de *P. togoensis*.

La morphologie d'un individu vésical âgé de deux mois et demi est illustrée par la figure 9. L'adulte de *P. togoensis*, qui possède pourtant un ovaire antérieur, montre une nette propension à l'ovoviviparité. La rétention prolongée des œufs dans l'utérus abrite leur développement. Des pontes massives sont déposées en quelques heures (tableau I). Elles libèrent presque aussitôt de nombreuses larves nageantes. Les dissections n'ont cependant pas encore révélé la présence d'un cycle interne chez cette espèce, dont l'existence est rendue très probable par la récente découverte d'un tel mode de reproduction chez *P. grassei* au Cameroun (DUPOUY et al. 1977).

Polystoma perreti Maeder, 1973

Le parasite d'*Hylarana* sp. en RCI représente un type de Polystome étroitement lié au milieu aquatique (MURJTH 1981). La biologie de l'hôte et la morphologie du parasite servent de support à cette allégation. Le

déroulement des cycles reproducteurs de *P. perreti* ne diffère du modèle européen que par les données de la productivité des différentes formes ovigères. En Afrique, le cycle néoténique devient le principal agent de reproduction, rôle tenu par les Vers vésicaux dans les exemples européens (chiffres comparés aux données de COMBES 1968).

a) *Description du cycle néoténique*

Comme dans les deux exemples précédents, les Nj de *P. perreti* ne s'observent que sur des têtards jeunes. Le seuil de virage reste mal défini, vu le manque de parasites à disposition; il semble toutefois correspondre à l'apparition des membres chez l'hôte (fig. 2c).

La croissance des Nj est identique à celle des autres espèces étudiées, mais sujette à une moins sensible compétition-élimination. Plusieurs No peuvent parasiter une cavité branchiale; ils se répartissent sur les arcs de gauche et de droite. Les No expulsent leurs œufs un à un, directement dans le milieu extérieur. Les relevés quantitatifs du cycle néoténique figurent au tableau I.

Les No colonisent les branchies jusqu'à la fermeture des poches branchiales. Ils quittent souvent l'hôte lors de la sortie des membres antérieurs, fixés sur l'avant-bras gauche du jeune tétrapode.

b) *Description du cycle vésical*

L'unique Lcl découverte chez *Hylarana* sp. provient d'un têtard dont les membres sont en début de formation (fig. 2c). Les jeunes métamorphosés hébergent des Vers vésicaux à peine différenciés. La migration des parasites vers la vessie a lieu fort tard chez *P. perreti*, juste avant la sortie de l'eau de l'Amphibien.

Aucun périple rénal n'a pu être mis à jour lors du transfert de la parasitose dans la vessie.

L'épidémiologie et la productivité des Vers adultes de *P. perreti* figurent au tableau I.

Les formes matures vésicales de *P. perreti* sont à ovaire antérieur et utérus court. Aucune rétention d'œufs ne s'observe, et l'embryogenèse s'effectue dans le milieu extérieur.

Nous sommes en présence d'un *Polystoma* de type classique, qui ne diffère guère des espèces européennes. C'est ce qui permet de considérer ces dernières comme des exemples fondamentaux chez les Monogènes d'Amphibiens.

IV. RÉPRODUCTION DES CYCLES OBSERVÉS DANS LA NATURE

Parallèlement aux études menées dans la nature, certains cycles ou parties de cycles ont été reproduits en laboratoire afin d'en préciser la biologie et si possible de reconnaître certains mécanismes influençant l'option évolutive des jeunes Polystomes.

Pour les expériences quantitatives, les manipulations consistent à isoler les Vers ovigères, à compter le nombre d'œufs déposés par jour, en variant les conditions d'élevage. Des infestations s'avèrent nécessaires pour suivre l'évolution des larves au cours de leur croissance et observer les phénomènes de compétition et, s'il y en a, d'élimination des partenaires.

Pour les recherches qualitatives, des infestations sont tentées en grand nombre sur des têtards de tous âges, maintenus en élevage dans des conditions strictement contrôlées. L'âge réel et l'âge physiologique des hôtes sont les principales variables étudiées.

Metapolystoma cachani (Gallien, 1956)

Le cycle de *M. cachani* a été reconstitué par l'infestation de têtards de *P. longirostris* de tous les âges (fig. 10). Les informations recueillies devraient confirmer celles tirées de l'observation directe.

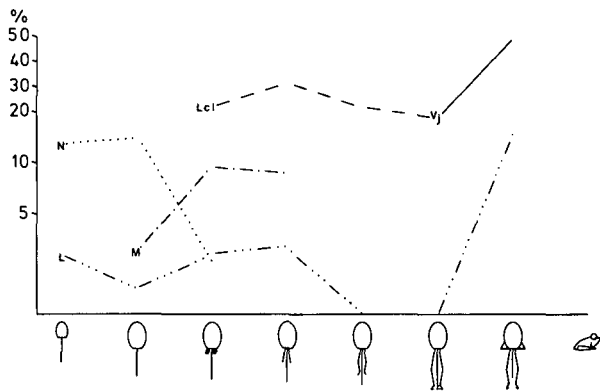


Fig. 10. Répartition de *M. cachani* sur des têtards expérimentalement infestés, en % du nombre de larves nageantes utilisées et en fonction du stade de développement de l'hôte à l'infestation.

Dans les élevages à 25°C, la croissance des hôtes est ralentie par rapport aux données de la nature. Il est préférable de comparer l'état morphologique des têtards des deux provenances plutôt que leur taille ou leur âge réel, sujets à d'assez fortes variations.

Des Om-I et des Om-II servent en égale proportion aux tentatives d'infestation. L'ensemble des résultats montre que l'ascendance des larves n'a pas d'influence sur leur comportement ou leur évolution.

a) Cycle néoténique

Les procédures expérimentales et les résultats obtenus concernant le cycle néoténique de *M. cachani* figurent au tableau II. L'importance primordiale de l'âge du têtard sur l'évolution du parasite apparaît d'emblée, puisqu'on voit que seuls les hôtes les plus jeunes au moment de l'infestation ont fourni des néoténiques.

TABLEAU II
 Résultats des expériences sur les cycles de *M. cachani* et *P. togoensis*
 à partir de têtards élevés au laboratoire

Espèce	Hôtes		Pattes post.	Parasites	Infestations					Résultats			
	Nbre	Taille en mm			Espèce	Nbre Lg-I	Nbre Lg-II	Nbre L	Nbre N	Nbre M	Nbre Lcl	Nbre Lr	% de réussite
<i>Ptychadena longirostris</i>	100	10-18	-	<i>Metapolyistoma cachani</i>	100	150	20	42	-	-	-	25	
	100	20	+/-		100	150	3	29	8	-	-	16	
	100	25-35	+		100	100	4	-	8	16	-	14	
	50	35-40	+		29	70	3	-	7	22	-	32	
	50	40	+		-	80	-	-	-	-	22	-	28
	3	25	m		200	100	-	-	-	-	-	-	0
<i>Ptychadena bibroni</i>	7	25-34	+	<i>Polystoma togoensis</i>	21	-	-	-	-	13	4	80	

La figure 10 montre la valeur prépondérante de l'âge physiologique du têtard sur l'âge réel ou la taille, par la précision de ce critère vis-à-vis du changement d'option évolutive chez le parasite. La formation des membres marque un « seuil de virage », constant dans les relations hôte-parasite. Avant ce « seuil », les Vers évoluent en néoténiques (fig. 11); les larves qui atteignent l'hôte pendant le virage deviennent des M (fig. 12); sur des têtards ayant dépassé ce stade morphologique, l'installation d'un cycle néoténique ne s'observe plus.

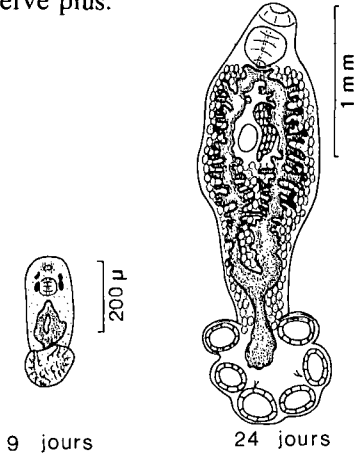


Fig. 11. *M. cachani*. Individus néoténiques expérimentaux.

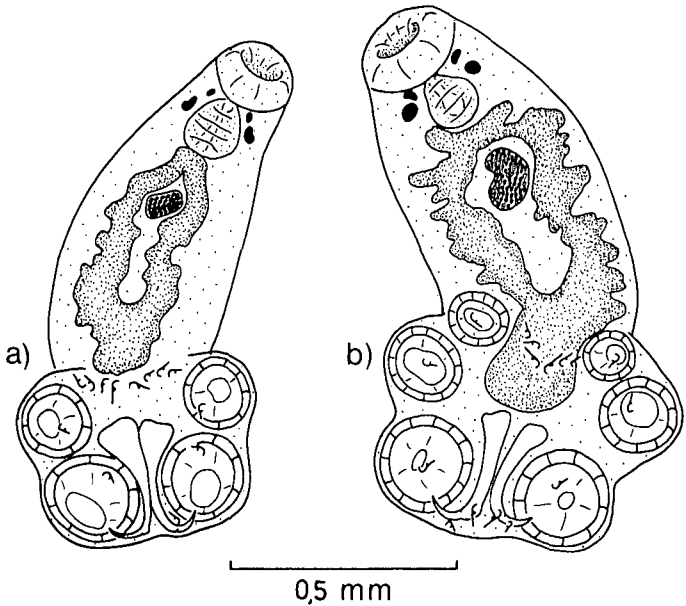


Fig. 12. *M. cachani*. Larves méta-néoténiques expérimentales: a) larve branchiale âgée de 30 jours et b) larve migrante âgée de 16 jours.

La croissance, la localisation branchiale et la productivité des néoténiques expérimentaux, scrupuleusement suivies dans les élevages, s'avèrent en tout point semblables à celles notées dans les cycles sauvages. Ces renseignements ont pour principal intérêt de corroborer la justesse des chiffres articulés au sujet des faits naturels.

Une autre information mentionnée au chapitre des cycles observés dans la nature se confirme par l'expérimentation : après une infestation massive, le jeune têtard héberge de nombreux Nj visibles par transparence dans la cavité branchiale. En cours de croissance, une forte compétition-élimination intervient, qui ne laisse finalement qu'un seul individu ovigère en place. Les mécanismes de ce phénomène restent à élucider.

M. cachani étant un Polystome inféodé à la forêt tropicale humide, il était intéressant de tester sa possibilité potentielle de maintenir sa parasitose uniquement par générations néoténiques successives, sans l'intervention d'un cycle vésical intermédiaire.

Cet essai a été tenté en Europe chez *Polystoma pelobatis*, seule espèce du genre où le phénomène a quelques chances de se produire dans la nature (COMBES 1968).

Les données quantitatives des expériences et des résultats figurant au tableau III fournissent les informations désirées.

1. La succession de quatre générations néoténiques consécutives est expérimentée chez *M. cachani*.
2. L'ascendance du premier oncomiracidium responsable de l'opération indiffère à la réussite de l'expérience (Om-I ou II).
3. Les Om-II issus de la quatrième génération néoténique conservent toute leur potentialité d'infestation et de dualité évolutive.
4. La productivité des No ne s'altère pas au fil des générations.

Il est ainsi démontré que *M. cachani* pourrait, à la rigueur, redevenir un parasite uniquement aquatique. Dans l'état actuel des choses, les générations vésicales jouent un rôle important dans la dissémination du parasite, sa survie en cas de déficit hydrique notoire dans le biotope et le brassage génétique au sein de l'espèce, les No, souvent isolés, ne pouvant procéder à des inséminations croisées.

TABLEAU III

Résultats des essais sur les 2^e et 3^e générations néoténiques successives de *M. cachani*

Hôtes		Infestations			Résultats			
Nbre	Taille en mm	Pattes post.	Nbre Lg-II	Génération néoténique	Nbre N	Nbre M	Nbre Vj	Faculté reprod. des indiv. ovigères
30	15 - 18	—	30	2 ^e	8	—	—	+++
8	20	+ -	8	2 ^e	2	2	—	+++
20	35	+	20	2 ^e	—	—	6	
59	15 - 20	—	71	3 ^e	14	—	—	+++
30	35	+	30	3 ^e	—	1	16	

b) Cycle vésical

L'aspect quantitatif des essais sur le déroulement du cycle vésical de *M. cachani* est présenté au tableau II. Ces expériences se rapportent à trois problèmes précis: les conditions d'apparition du cycle, la perpétuité de la dualité évolutive des larves et la nécessité d'un séjour branchial pour les Lcl.

Les conditions d'apparition du cycle vésical sont testées. Les résultats reportés sur le tableau II et la figure 10 montrent qu'il faut attendre le stade de formation des bourgeons de membres chez le têtard pour voir apparaître le cycle à option vésicale chez *M. cachani*. La croissance, la localisation et la migration des Lcl s'effectuent ensuite de manière comparable à ce qui s'observe dans la nature (fig. 12 et 13). Des M expérimentaux accompagnent les Lcl lors de la migration vers la vessie.

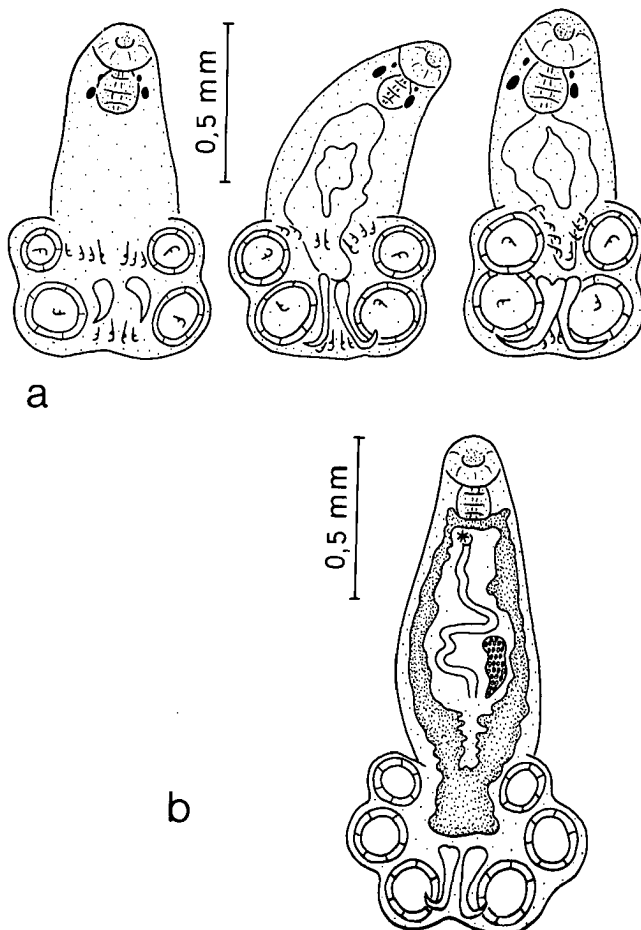


Fig. 13. *M. cachani*. Larves à croissance lente expérimentales: a) larves branchiales âgées de 9, 20 et 40 jours; b) individu vésical âgé de 100 jours, prélevé chez un hôte de 19 mm (métamorphosé d'un jour).

La perpétuité de la dualité évolutive des larves est prouvée par les faits expérimentaux.

- Tous les Om-II de la quatrième génération à ascendance néoténique ont fourni des Lcl et des Vj sur les têtards âgés contaminés (fig. 13 a et b).
- Les Om-I mis en présence de jeunes têtards ont toujours évolué en Nj et No (fig. 11).

La nécessité d'un séjour branchial pour les larves infestantes se confirme, après deux manipulations-tests.

1. L'observation répétée du comportement des Om-I ou II lors de l'infestation des têtards tétrapodes montre que tous les parasites commencent leur cycle par un séjour sur les branchies, aussi court soit-il, avant de se fixer dans la vessie.
2. Les trois tentatives d'infestation d'une *P. longirostris* fraîchement métamorphosée au moyen d'une centaine d'Om-I sont restées infructueuses. Aucun Polystome n'a été retrouvé dans l'hôte à la dissection.

Ces résultats règlent deux problèmes importants liés au cycle de *M. cachani*.

- Lors des infestations observées sous binoculaire, les Om-I et II ont souvent cherché à pénétrer par le cloaque et à rejoindre la vessie des têtards, sans faire un premier séjour branchial. Mais les larves ressortent peu après des voies urinaires et infestent les branchies par le spiracle, retrouvant leur cycle habituel. Il est maintenant certain, au vu des nombreux résultats, que l'infestation cloacale directe est une voie d'invasion encore inexploitée par *M. cachani*.
- La description du cycle interne de *M. cachani* chez les *P. longirostris* adultes se base sur la présence de jeunes individus vésicaux fixés à côté des Vers matures. La provenance interne de cette nouvelle génération, supposée, se confirme ici par la démonstration qu'une contamination de l'Amphibien n'intervient plus après la métamorphose.

Polystoma togoensis Bourgat, 1977

Les essais en laboratoire visent à préciser les modalités d'infestation de *P. togoensis* lors du cycle vésical. Chez cette espèce, la migration des larves de la branchie vers la vessie s'accompagne occasionnellement d'un passage dans le rein (fait observé également chez *M. cachani*). Cette modalité d'infestation rappelle celle des larves d'*Eupolystoma alluaudi*, parasite de *Bufo regularis* en zone soudanienne ou subsoudanienne africaine (SALAMI-CADOUX 1975).

Par analogie, et vu l'aspect « savanicole » de l'écologie de *P. bibroni*, l'investigation de plus en plus poussée des possibilités d'hébergement de l'hôte métamorphosé pourrait refléter la démarche actuelle de *P. togoensis* vers l'élaboration d'un cycle de reproduction uniquement terrestre, qui

n'utiliserait plus que l'hôte adulte comme substrat, au détriment du cycle aquatique.

L'objectif de nos essais est de tester le degré actuel d'indépendance de *P. togoensis* vis-à-vis du milieu aquatique.

Deux questions devraient suffire à cerner cet aspect du problème.

1. Le séjour branchial est-il inéluctable pour les Lcl de *P. togoensis* ?
2. Le périple rénal observé chez les larves migrantes de *P. togoensis* est-il un phénomène fréquent ?

L'expérience et ses résultats figurent au tableau II. Toutes les infestations ont été observées sous binoculaire : aucune des Lg n'a évité le séjour branchial. Deux des jeunes hôtes parasités ont fourni des larves rénales (24 % des infestations).

Par ces renseignements, la situation évolutive de *P. togoensis* se précise. Le Polystome reste dépendant du milieu aquatique au même titre que les autres *Polystoma* pour le déroulement de son cycle vésical, qui nécessite la présence des têtards.

Par ailleurs, le passage relativement fréquent des larves migrantes dans le rein de *P. bibroni* pourrait marquer une première étape dans l'adaptation complète du parasite à la survie en milieu terrestre. Il serait encore utile de chercher la cause exacte de ce passage dans le rein. Les larves y sont-elles attirées par le sang (tropisme moderne) ou par le filtrat (tropisme ancestral) ?

De toute manière, la morphologie et la biologie de *P. togoensis* montrent que l'espèce a atteint un stade d'évolution intermédiaire entre les *Polystoma* classiques (exemples européens) et les *Metapolystoma*.

V. CONFRONTATION DES RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les essais réalisés au laboratoire confirment trois notions essentielles tirées de l'observation des cycles naturels : l'importance de l'état physiologique du têtard pour le déroulement du cycle parasitaire, la présence indispensable des têtards pour la transmission du parasitisme, la possibilité d'un retour à une parasitose uniquement branchiale.

Ainsi, après l'observation des cycles dans la nature, leur confrontation à l'étho-écologie des hôtes et leur reproduction au laboratoire, nos connaissances sur la biologie des Polystomes se précisent dans plusieurs domaines.

Déroulement des cycles

L'étude des cycles de *Metapolystoma cachani*, *Polystoma togoensis* et *P. perreti* fait ressortir l'aspect évolutif du mode de transmission des Polystomes.

— Les conditions de vie tropicales favorisent le cycle branchial au détriment du cycle vésical, qui ne devient le mode de reproduction principal qu'en cas de déficit hydrique notoire.

- La localisation préférentielle des Lcl sur les arcs branchiaux CS pourrait justifier l'apparition des hamuli chez ces formes soumises au fort courant spiraculaire, tout comme l'augmentation de la vitesse de nage des hôtes a été rendue responsable de l'apparition des hamuli chez les Monogènes de Poissons (LLEWELLYN 1965).
- L'intervention d'un périple rénal lors de l'installation des Lcl de *P. togoensis* et *M. cachani* dans la vessie des hôtes n'a pas d'incidence directe sur le maintien du parasitisme, mais sa découverte chez les deux espèces montrant une nette propension à l'ovoviviparité n'est pas sans rappeler le cas d'*Eupolystoma alluaudi* (SALAMI-CADOUX 1975).
- Aucune des espèces étudiées n'a pu se rendre indépendante de la présence des têtards pour la transmission du parasitisme.
- Les facteurs extérieurs tels que le climat et le comportement de l'hôte sont responsables de la proportion dans laquelle la reproduction du parasite est assurée par les formes branchiales ou vésicales, mais c'est l'âge physiologique du têtard qui détermine l'option évolutive du parasite qui s'installe sur la branchie: passé un certain stade de croissance chez l'hôte, le parasite se prépare parallèlement à la future vie terrestre.

Situation du néoténique dans l'évolution

Il semble que plusieurs critères morphologiques et biologiques nous autorisent à reconnaître dans la forme ovigère branchiale (néoténique) l'adulte primitif des Polystomes:

- l'évidente parenté morphologique des formes ovigères branchiales de *P. togoensis* et *M. cachani*, dont les vésicales sont si dissemblables;
- la prépondérance du mode de reproduction branchial sur le mode vésical chez les espèces tropicales soumises à des conditions hydriques favorables;
- la possibilité de maintien du parasitisme par les seules générations branchiales;
- enfin, la faculté étonnante des formes à maturation branchiale de contaminer des hôtes non spécifiques, qui s'oppose à la stricte spécificité parasitaire des Vers vésicaux, irréversiblement adaptés à un seul Amphibien (MURITH 1979).

Valeur adaptative du mode de reproduction vésical

Les trois exemples étudiés montrent par leur diversité que dans un système d'apparence aussi homogène que la forêt dense tropicale, le Polystome s'avère un bon révélateur de la niche choisie par l'hôte. *P. perreti*, hébergé par un hôte forestier typique, très hydrophile, suit une politique de reproduction proche de celle des Monogènes de Poissons, c'est-à-dire à

l'aide de formes ovigères ovipares. *P. togoensis*, inféodé à un hôte de tradition savanicole, cherche à instaurer, à côté des reproductions classiques par oviparité, un mode de transmission accéléré : l'ovoviviparité des Vers vésicaux. *M. cachani*, entraîné par son hôte dans des conditions écologiques difficiles, a recours à deux nouvelles stratégies de reproduction : l'ovoviviparité permanente du Ver vésical et le remplacement des populations vésicales par voie directe (cycle interne). Pour l'heure, *M. cachani* reste tributaire de la présence des têtards pour sa transmission d'hôte à hôte, sans doute parce que la survie du parasitisme ne nécessite pas une indépendance totale vis-à-vis du milieu aquatique. Il serait intéressant de voir ce qui se passe chez *M. brygoonis* de Madagascar, dont la taxonomie de l'hôte (*Ptychadena mascareniensis*) et l'emplacement très postérieur de l'ovaire chez le Ver vésical laissent présager une adaptation poussée à une déficience hydrique dans le biotope.

Nature du contact hôte-parasite

Il ressort de nos observations et de nos expérimentations que l'âge physiologique du têtard au début du cycle détermine l'option du Polystome pour une maturation rapide ou retardée, sur la branchie ou dans la vessie. L'influence du micro-habitat sur la croissance d'un parasite peut prendre plusieurs voies. Dans le cas qui nous occupe, le contact serait assez intime pour relier l'état physiologique de l'hôte au métabolisme du Ver. La nature biochimique de la relation hôte-parasite dans le modèle Amphibien-Polystome reste cependant à démontrer. Plusieurs phénomènes parlent en sa faveur.

- La stricte spécificité des Vers adultes s'exprime même vis-à-vis d'hôtes taxonomiquement et écologiquement voisins (ex. *P. mangenoti* et *P. baeri* chez *Ptychadena superciliaris* et *maccarthysensis*).
- La spécificité des Polystomes souffre d'exceptions spectaculaires dans le cas d'infestation de têtards juvéniles (MURITH 1979). Ce manquement à la règle pourrait tirer son origine de l'élaboration encore incomplète du système de défense chez les têtards n'ayant pas atteint la prométamorphose (DU PASQUIER et al. 1973).
- Dans les cycles spécifiques, le stade physiologique du têtard qui fait hésiter le parasite entre la reconnaissance d'un hôte aquatique ou terrestre correspond à l'entrée du têtard en prométamorphose, c'est-à-dire à la mise en place des premiers éléments biochimiques adultes dans le métabolisme (REGARD 1978).
- La formation des méta-néoténiques sur les branchies des têtards qui atteignent le seuil critique de la prométamorphose montre que le parasite peut évoluer en forme ovigère viable tout en ressentant déjà des inductions d'adaptation à la future vie terrestre de l'hôte. Le passage d'une forme à l'autre du parasitisme ne se fait pas par un blocage brutal des possibilités de survie des néoténiques, mais par la transformation progressive des conditions d'hébergement.

Au vu des connaissances actuelles, le recours aux techniques immunologiques nous paraît indispensable à la poursuite des recherches sur la nature exacte des relations Amphibien-Polystome. Dans un premier temps, nous envisageons d'aborder le problème par le biais biochimique, en testant la réponse du parasite à des perturbations provoquées dans le métabolisme de l'hôte. Une deuxième intervention consisterait à essayer de mettre en évidence une différence antigénique entre les formes parasitaires à option branchiale et vésicale. Le contact direct entre les systèmes biochimiques des deux partenaires serait alors démontré.

Remerciements

Nous exprimons nos vifs remerciements au professeur André Aeschlimann, directeur de l'Institut de zoologie de l'Université de Neuchâtel, au D^r Claude Vaucher, conservateur au Muséum de Genève, notre directeur de thèse, aux professeurs Claude Combes et Jack Llewellyn, respectivement Directeurs des Instituts de biologie de Perpignan et de Birmingham, qui ont suivi de près les progrès de cette étude et accepté de faire partie du jury de thèse, ainsi qu'au D^r Jean-Luc Perret, chargé de recherches au Muséum de Genève, qui a bien voulu assumer la détermination et la mise en collection des Amphibiens.

Notre reconnaissance s'adresse également aux institutions suivantes, qui ont apporté une aide matérielle à ce travail: le Fonds national suisse de la recherche scientifique, le Centre suisse de recherches scientifiques en Côte-d'Ivoire et le Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Summary

Contribution to the knowledge of the development biology of Polystomes (Monogenea) parasites of anuran amphibians on the Ivory Coast.

— From 1974 to 1978, we studied Polystomes (Monogenea) parasites of anuran amphibians on the Ivory Coast (MURITH 1981). We present here the life cycles of *Metapolystoma cachani* (Gallien, 1956), *Polystoma togoensis* Bourgat, 1977 and *Polystoma perreti* Maeder, 1973, observed in the fields, compared to the host ecology, reproduced, quantified and timed. Our object is to define the biological importance of the branchial and vesical parasitic forms of these species harboured by hosts occupying neighbouring but separated niches.

Furthermore, this choice material for research allows to help resolve some general problems connected with parasite biology.

— *The life cycle adaptation to the host ecology*: the Polystome diversifies itself in a remarkable manner, according to the host biology, and not taxonomy.

- *The enhancement of the survival capacity*: branchial and vesical parasites lay eggs all along the year, each time the host reaches a pond, and some species harboured by host living in hard hydric conditions add a third reproductive modality, the internal life cycle, entirely sheltered by the urinary bladder of the host.
 - *The recognition of primitive and more evolved fauna*: adult worms may be constrained to a rapid adaptation, whilst larval stages do not change, the aquatic middle staying unmodified; the morphological affinities between the larval stages lead to consider the aquatic life cycle as primitive and the vesical as an evolution.
 - *The nature of host-parasite relationship*: the larval evolutive duality and the adult specificity appear to depend on the physiological age of the host and some works are foreseen to reveal if a direct relationship may exist between the host biochemical system and the parasite biology.
-

BIBLIOGRAPHIE

- BOURGAT, R. — (1977). Etude comparative des Polystomes (Monogènes) de Ranidés (Anoures) du Sud Togo. Description de *Polystoma togoensis* n.sp. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 449, 312: 447-463.
- BOURGAT, R. et SALAMI-CADOUX, M. L. — (1976). Recherches expérimentales sur la spécificité parasitaire des Polystomes de *Bufo regularis*, *Rana galamensis* et *Hylarana albolabris* au Togo. *Rev. sci. méd. biol. Togo* 1 (3): 41-42.
- COMBES, C. — (1967). Corrélations entre les cycles sexuels des Amphibiens Anoures et des Polystomatidae (Monogenea). *C.R. Acad. Sc. Paris* 264: 1051-1052.
- (1968). Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 51:1-195.
- (1974). Relations biologiques de l'hôte. Transmission du parasite chez les Monogènes d'Amphibiens. *Proc. ICOPA III*, G 3: 1.
- COMBES, C., BOURGAT, R. et SALAMI-CADOUX, M. L. — (1973). Biologie des Polystomatidae: Le cycle interne direct chez *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913). *Z. Parasitenk.* 42: 69 - 75.
- (1976). Valeur adaptative du mode de transmission chez les Polystomatidae (Monogenea). *Bull. Soc. Ecol.* 7 (2): 207-214.
- DU PASQUIER, L. et WEISS, N. — (1973). The thymus during the ontogeny of the toad *Xenopus laevis*: growth, membrane-bound immunoglobulins and mixed lymphocyte reaction. *Eur. J. Immunol.* 3 (12): 773-777.
- DUPOUY, J. et COMBES, C. — (1977). Existence d'un cycle interne de reproduction chez *Polystoma grassei* Euzet, Combes et Knœpffler, 1966 (Monogenea, Polystomatidae) en Afrique équatoriale. *Ann. Sc. nat.* 19 (4): 397-400.

- GALLIEN, L. — (1935). Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystoma integerrimum* Fröhl. *Trav. Stat. Zool. Wimereux* 12 (1): 1-181.
- (1956). Deux espèces nouvelles de Polystomes africains. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 81 (5-6): 369-374.
- LAMOTTE, M. — (1967). Les Batraciens de la région de Gpakobo (Côte-d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.* 29 (1): 218-294.
- LAMOTTE, M. et PERRET, J.-L. — (1961). Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XI - Formes larvaires de 3 espèces de *Ptychadena*: *P. macCarthyensis* And., *P. perreti* G. et L. et *P. mascareniensis* D. et B. *Bull. I.F.A.N.* 23 (1): 192-210.
- LLEWELLYN, J. — (1965). The Evolution of Parasitic Platyhelminths. *Evolution of Parasites, 3d Symp. Parasitol.*: 47-78.
- MAEDER, A.-M. — (1973). Monogènes et Trématodes parasites d'Amphibiens en Côte-d'Ivoire. *Rev. suisse Zool.* 80 (2): 267-322.
- MURITH, D. — (1979). Identité des larves de Polystomes (Monogenea) parasites du têtard de *Dicroglossus occipitalis* (Günther) en Côte-d'Ivoire. *Z. Parasitenk.* 59: 187-194.
- (1981). Contribution à l'étude de la systématique des Polystomes (Monogenea), parasites d'Amphibiens anoures de basse Côte-d'Ivoire. *Rev. suisse Zool.*, 88 (2): 475-533.
- MURITH, D., VAUCHER, C. et COMBES, C. — (1977). Coexistence de la néoténie et du cycle interne chez un Polystomatidae (Monogenea). *C. R. Acad. Sc. Paris* 284: 187-190.
- PAUL, A. A. — (1938). Life-history studies of North-American freshwater Polystomes. *J. Parasitol.* 24 (6): 489-510.
- PERRET, J.-L. — (1977). Les *Hylarana* (Amphibiens, Ranidés) du Cameroun. *Rev. suisse Zool.* 84 (4): 841-868.
- (1979). Remarques et mise au point sur quelques espèces de *Ptychadena* (Amphibia, Ranidae). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 102: 5-34.
- REGARD, E. — (1978). Cytophysiology of the Amphibian Thyroid-Gland through larval Development and Metamorphosis. *Intern. Review of Cytology* 52: 81-118.
- SALAMI-CADOUX, M.-L. — (1975). Transmission et Développement du Monogène réno-vésical *Eupolystoma alluaudi* (de Beauchamp, 1913) Euzet et Combes, 1967. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 100 (3): 283-292.
- (1978). Les stades larvaires de *Polystoma africanum* Szidat, 1932 (Monogenea, Polystomatidae), parasite de *Bufo regularis* Reuss. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 514, 353: 221-226.
- STUNKARD, H. W. — (1959). Induced Gametogenesis in a Monogenetic Trematode, *Polystoma stellai* Vigueras, 1955. *J. Parasitol.* 45 (4): 389-394.